Monographie du squelette axial de *Nephrops norvegicus* (Linné, 1758)

Sylvie SECRETAN-REY
Laboratoire de Paléontologie,
Muséum national d'Histoire naturelle,
8, rue Buffon, F-75005 Paris (France)

Secretan-Rey S. 2002. — Monographie du squelette axial de *Nephrops norvegicus* (Linné, 1758). *Zoosystema* 24 (1) : 81-176.

RÉSUMÉ
Le squelette axial des malacostracés, parce que très incomplètement connu, a peu été pris en compte jusqu'ici par les carcinologistes. Il renferme cependant de nombreux renseignements utiles pour la compréhension de la diversification des familles de ce grand groupe. Les métamères céphalothoraciques de *Nephrops norvegicus* (Linné, 1758), espèce choisie comme exemple représentatif, ont été préparés isolément et étudiés l'un après l'autre, en commençant par les plus postérieurs et en remontant vers ceux de la tête chez lesquels les modifications s'accentuent. Une terminologie précise, fondée sur l'origine morphologique de chacun des sclérites constituant chacun des métamères, est établie afin de pouvoir décrire et comparer clairement les métamères chez les différents représentants des crustacés supérieurs. L'étude de la spermathèque de la femelle, importante structure squelettique intersegmentaire dont la conformation était peu connue, éclaire la composition du métamère mandibulaire en montrant la possibilité de scission du sclérite sternal d'un segment, alors qu'un sternite de décapode est généralement impair. Une interprétation nouvelle, qui va à l'encontre des interprétations classiques sur la composition du métamère, est proposée. Le fait qu'aucun sclérite, quel qu'il soit, n'existe dans le segment mandibulaire, autre que ce que l'on nomme la « mandibule » considérée comme un appendice, démontre la participation de tout le segment à cette mandibule. La mandibule ne peut plus être considérée comme un simple appendice, mais comme un complexe broyeur à l'articulation périsegmentaire, et composé de plusieurs sclérites.

MOTS CLÉS
Crustacea,
Malacostraca,
Nephrops,
anatomie segmentaire,
squelette axial,
spermathèque,
organe mandibulaire.

ABSTRACT
Monograph of the axial skeleton of Nephrops norvegicus *(Linné, 1758).*
The axial skeleton of Malacostraca, because incompletely known, has been little or not taken into account by carcinologists. Nevertheless it encloses many data (or informations) significant as regards to the process of diversification of the families composing this large group. The cephalothoracic metamers of *Nephrops norvegicus* (Linné, 1758), species selected as a representative example, have been prepared separately and studied one after the other, beginning with the posterior ones and going on with the cephalic ones, in which the modifications become accentuated. A terminology of each sclerite of each metamer (or segment) is stated precisely, founded on their morphologic origin, so as to be able to describe and compare clearly the metamers through the different members (constituants) of superior Crustacea. The study of the spermatheca of the female, an important intersegmentary skeletic structure, the conformation of which was poorly known, allows to understand, in addition to its composition, the one of another segment, the mandiblular one, showing the possibility of scission of the sternal sclerite of a segment, when the sternite of a decapod is generally uneven. In other respects, the fact that any sclerite, exists in the mandibular segment, other than what is named "mandibule" regarded as a simple appendage, demonstrates the participation of the whole segment to this mandibule. So the mandibule of decapods, should not be any longer homologated as a simple appendage but be considered as a grinding complex with a perisegmentary articulation, composed of all the sclerites of the metamer fused together, including the regressed appendage.

KEY WORDS
Crustacea,
Malacostraca,
Nephrops,
segmentation anatomy,
axial skeleton,
spermatheca,
mandibular organ.

INTRODUCTION

Nous manquions d'analyse, à la fois globale et détaillée, des supports tégumentaires internes de l'organisme des crustacés décapodes qui permette de reconnaître la valeur morphologique propre, dans chacun des métamères.
De ce fait, si les points d'attache des muscles sur les appendices qu'ils actionnent sont, dans l'ensemble, bien connus, leurs insertions sur les téguments squelettiques centraux restent très mal précisées.
La liste des auteurs qui se sont penchés sur ces structures internes de soutien n'est pas très longue. Elle s'ouvre avec l'étude magistrale, mais trop diffuse, de H. Milne Edwards en 1851, suscitée par l'étude d'Audoin (1824). Cependant, la terminologie établie par Milne Edwards est difficile à employer et l'analyse renferme quelques inexactitudes. De plus son étude du squelette exclut la région céphalique, et ses préparations s'arrêtent postérieurement au métamère mandibulaire. Son ouvrage a été suivi de celui, plus succinct, de Th. H. Huxley, en 1880, à l'occasion de la monographie d'*Astacus fluviatilis,* puis de celui de J. Pearson (1908), à l'occasion de celle de *Cancer pagurus* Linné, 1766. Puis se sont succédé W. W. Schmidt (1915), Netz (1917), Bourne (1922) et Pike (1947). Enfin P. Drach, en 1939.
Les importantes publications de Snodgrass en 1951, 1952 et 1965 sur l'anatomie des arthropodes sont d'une très grande utilité, comme les remarquables travaux d'I. Manton (1960) et ceux de Rayner (1965), Pilgrim & Wierma (1963) et Pilgrim (1973).
Mais ces excellents ouvrages sont tous soit trop généraux, soit trop ponctuels pour répondre à nos besoins. Les homologies des sclérites, d'un segment à un autre n'y sont jamais établies systématiquement, de telle sorte que l'on ne peut suivre

la progression et le sens de leur transformation en fonction de l'emplacement et du rôle du métamère auquel ils se rapportent dans le corps. Or, ce sont ces homologies qui vont nous permettre de les identifier dans la région antérieure, et de comprendre l'organisation tégumentaire céphalique, si bouleversée par rapport au plan originel métamérique.

Le présent travail a pour but d'établir avec précision ces homologies et d'expliciter une terminologie « standard » qui devra, pour être valable, reposer sur la valeur morphologique originelle des supports squelettiques, quelles que soient leurs variations topographiques. Nous nous efforcerons donc de dégager clairement cette origine pour chacun de ces constituants.

Aussi faut-il citer d'autres ouvrages relatifs au squelette des décapodes, certains d'ordre très général, certains autres plus « ciblés », qui nous ont aidés à poursuivre notre but, telle l'étude du métamère, de Chaudonneret (1957-1959) ainsi que le travail de Carpentier (1946), celui de Drach (1950) et celui de Guinot (1978). Les ouvrages de Van der Heijde (1940) sur le squelette de *Palinurus* Fabricius, 1798, de Siewing (1956) sur la morphologie des malacostracés, de Drach (1971) sur l'évolution des décapodes, mettent en lumière les difficultés provenant du manque de terminologie des pièces squelettiques. Young (1959) a consacré une importante étude à la morphologie de *Penaeus setifrons* (Linnaeus, 1758), malheureusement sans tenir compte du système phragmal. Tiegs & Manton (1958) n'ont pas non plus pris en compte les modifications du squelette phragmal dans leur travail sur l'*Évolution des arthropodes*. Scholtz & Richter (1995) manquaient de précisions sur le squelette axial pour l'intégrer aux critères de l'*Évolution des Reptantia*. Boudreaux (1979) ne les avait pas non plus à sa disposition, non plus qu'Ihle & Ihle-Landerberg (1939) dans leur ouvrage sur les segments céphaliques.

Carpentier & Barlet (1958) ont effectué un travail sur le premier appendice comparé chez les malacostracés et les insectes, et Carpentier, en 1946, s'était intéressé à la valeur morphologique des pleurites chez des représentants plus éloignés des crustacés, les thysanoures. (Nous citons ce travail pour mémoire). Il faut également noter que déjà, en 1939, Drach s'était penché sur le squelette endophragmal de *Maia squinado* Herbst, 1788 et de *Cancer pagurus* Linné, 1766, à propos du phénomène de mue, mais la région céphalique n'y était pas abordée.

Nous avons aussi recherché les travaux effectués sur des points isolés du squelette d'autres formes brachyouriennes, tel celui, important, de Cochran (1935), sur *Callinectes sapidus* Rathbun, 1919, celui de Drach (1977) à propos des tendances brachyouriennes. Stevcic, en 1971, a étudié les principaux traits évolutifs des brachyoures et, en 1974, la structure céphalique des brachyoures, sans avoir de précisions sur leur squelette endophragmal. Saint Laurent (1980) n'en fait pas non plus état, dans son travail sur la classification et la phylogénie des brachyoures. Il faut aussi citer White & Spirito (1973) sur la musculature de *Callinectes sapidus*, ainsi que Bevengut (1982) et Bevengut *et al.* (1983) sur l'organisation musculaire de *Carcinus moenas* Linné, 1766. Sur le squelette de *Hyas areneus* (Linné, 1758), Junge (1934) ne peut pas se servir des données concernant le squelette axial sur un plan comparatif.

Enfin, nous avons nous-mêmes utilisé certaines de ces données (Secretan 1983) à propos de la place de *Paromola* Wood-Mason & Alcock, 1891 au sein des brachyoures, et en 1988 à propos d'une courte étude de *Cyanagraea predator* de Saint Laurent, 1984. Ces données nous furent très utiles dans une étude consacrée à la Selle turcique des crabes (Secretan 1998), qui nous a démontré la nécessité d'une terminologie constante.

Nous avons choisi comme exemple de décapode *Nephrops norvegicus* (Linné, 1758). Le choix de ce matériel de travail a été fait en raison de plusieurs critères. Tout d'abord, une forme macrourienne, donc allongée, nous paraît devoir être nécessairement moins éloignée du schéma initial des décapodes ancestraux qu'un représentant des brachyoures, chez lesquels la concentration segmentaire, avec ses déformations secondaires, est très poussée. Ensuite parce que *Nephrops* nous a



FIG. 1. — Squelette axial de *Nephrops norvegicus* (Linné, 1758), mâle, en vue dorsale (interne).

paru présenter l'organisation phragmale la plus complète par rapport aux autres représentants de sa division. Enfin parce que son abondance sur nos côtes en fait un matériel que l'on peut se procurer facilement et dont la taille permet de bonnes dissections.

La région du corps étudiée se limite au céphalothorax et, sur ce dernier, à ses constituants tégumentaires *segmentaires*. Aussi en avons nous exclu la carapace, insegmentée, tout comme l'épimère branchiostégial (Secretan 1977). Nous en excluons également les appendices, qui ont fait l'objet, de la part de nombreux spécialistes, d'études approfondies et qui sont bien connus. Notre travail portera sur ce qui demeure du céphalothorax après ces exclusions, c'est-à-dire l'ensemble des téguments de soutien qui constituent son armature *centrale* métamérisée.

Cette structure centrale métamérisée est désignée sous le nom de « squelette axial » (Figs 1 ; 2).

La définition de ce terme, déjà employé par Pilgrim (1973), a été précisée dans une note antérieure (Secretan 1980). Pour plusieurs raisons, nous le substituons au terme d'« endosquelette », très couramment employé : d'une part, la diversité des limites qui ont été attribuées à l'ensemble tégumentaire désigné par ce terme dans la littérature, et qui excluait généralement la région céphalique, le rend extrêmement imprécis ; d'autre part, et surtout, il est particulièrement impropre, car ceux des constituants de la structure étudiée ici, qui se trouvent, topographiquement à l'intérieur du corps sont, en réalité, morphologiquement externes par rapport à ce dernier et appartiennent à l'exosquelette.

Il existe des formations réellement endosquelettiques chez certains crustacés (et chez de nombreux arthropodes), auxquelles le terme d'endosquelette répond parfaitement et pour lesquels il faudrait impérativement le réserver. Et cela d'autant plus qu'il semble que, dans bien des cas, les formations exo- et endosquelettiques se « relaient » et s'équilibrent inversement les unes par rapport aux autres. C'est un aspect de l'histoire évolutive du groupe que le présent travail permettra sans doute par la suite de mettre en lumière et qui nécessite une terminologie rigoureuse.

Nous substituons également le terme de squelette axial à deux autres termes très couramment employés eux aussi, qui ont servi à désigner, partiellement du moins, la structure que nous allons étudier, ceux de « squelette apodémien » et de « squelette endophragmal ». Tout d'abord parce

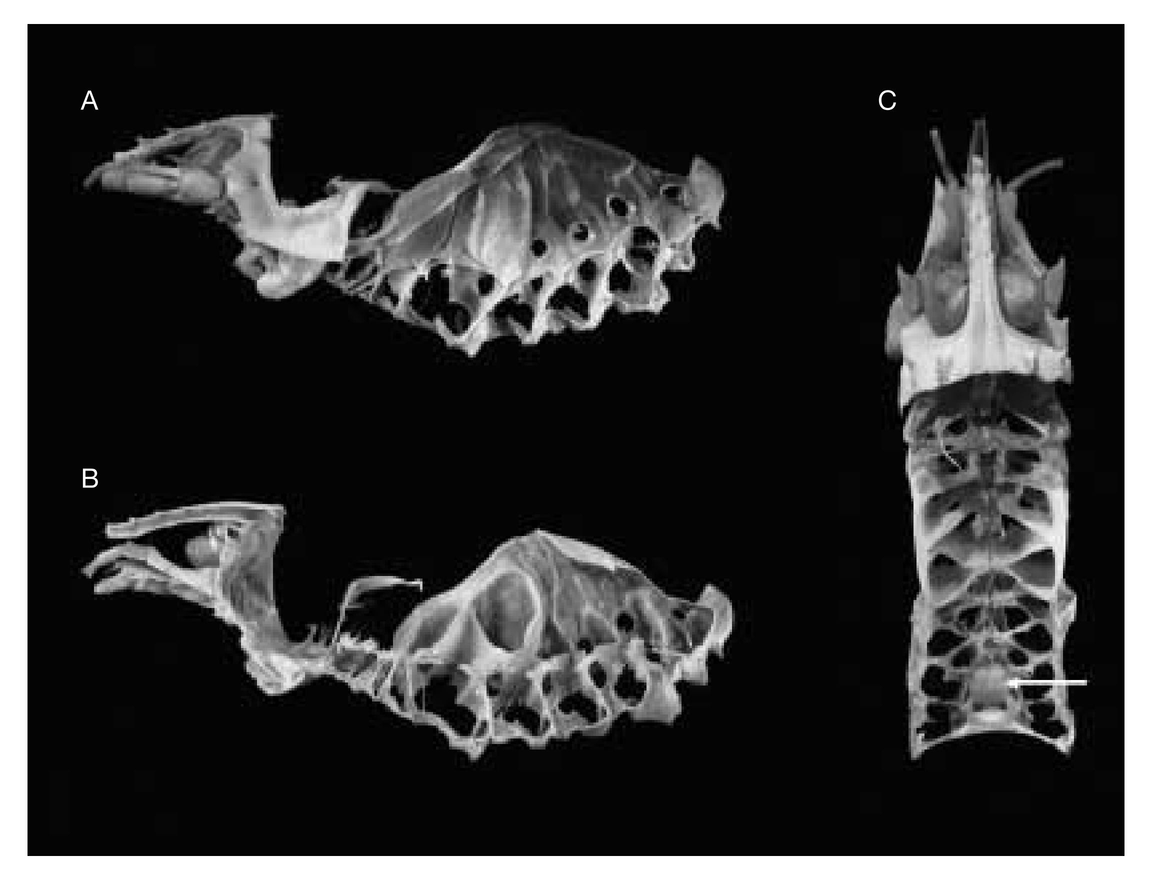


FIG. 2. — *Nephrops norvegicus* (Linné, 1758), section sagittale du squelette axial ; **A**, mâle, vue externe ; **B**, mâle, vue interne ; **C**, squelette axial de la femelle.

qu'ils sont l'un et l'autre limités, comme le précédent, à l'unique désignation de l'organisation tégumentaire de la région thoracique, à l'exclusion de la région céphalique. Mais d'autres raisons s'y ajoutent. Le premier de ces termes est à proscrire en raison de la définition précise du terme « apodème », établie par Th. Monod (comm. pers. 1988) pour désigner exclusivement les invaginations *mobiles* (appendiculaires) du squelette externe. Ils ne concernent donc pas les éléments de soutien centraux du céphalothorax. Quant au dernier des termes, il serait moins contestable, compte tenu du fait que les phragmes se définissent bien comme étant les invaginations internes *fixes* du squelette externe. Cependant, outre que cette définition fait, du terme « endophragme », une sorte de pléonasme, il désignerait, au sens strict, l'ensemble des phragmes eux-mêmes, mais non les sclérites externes *non phragmaux* qui leur donnent naissance, soit un ensemble sans continuité. Or, nous étudions ici l'ensemble continu des téguments squelettiques métamériques qui, du dernier segment thoracique au premier segment céphalique, sous la carapace, forment l'armature centrale du céphalothorax. Ces pièces cuticulaires sont indissociables dans leur « architecture » comme dans leur étude, qu'elles soient internes ou externes.

DÉFINITION

Le squelette axial céphalothoracique ne comprend ni les éléments insegmentés (carapace et épimère

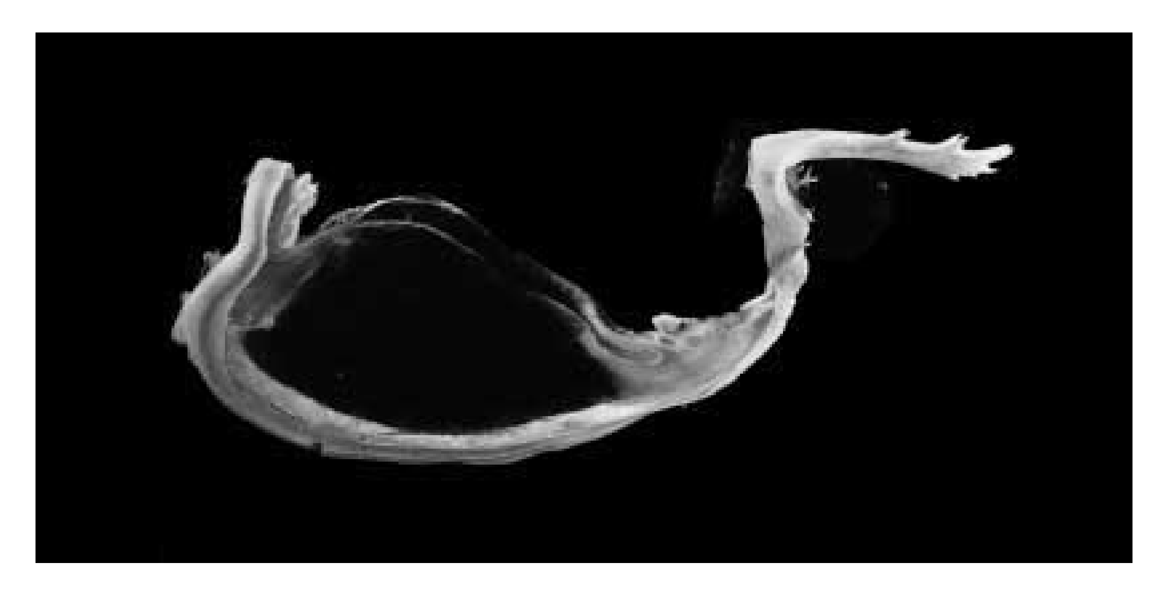


FIG. 3. — *Nephrops norvegicus* (Linné, 1758), aspect du céphalothorax après prélèvement de la carapace et du squelette axial, montrant son épimère branchiostégial insegmenté et la butée mandibulaire qui en fait partie.

branchiostégial), ni les appendices. Il se compose des sclérites simples externes ventraux (ou sternites), dorsaux (ou tergites,) (lorsqu'ils n'ont pas été « absorbés » par la carapace), des sclérites simples externes latéraux (ou pleurites) et des sclérites doubles qu'ils émettent à l'intérieur du corps, ou phragmes endosternaux et endopleuraux.

La Fig. 3 représente ce qui reste du céphalothorax après prélèvement de la carapace, de l'épimère surpleural, des appendices et du squelette axial.

Le squelette axial est étudié dans l'ordre postéro-antérieur, débutant par le dernier segment thoracique et se poursuivant vers l'avant jusqu'à l'acron. Cet ordre de progression a été choisi pour la raison suivante : il s'agit, nous l'avons dit, d'établir les homologies qui existent entre les pièces tégumentaires des différents segments, en dépit des variations de dimension, de forme et d'orientation qu'elles subissent d'un segment à un autre (et nous verrons que leur complexité et leur potentiel de transformation par rapport à leur plan initial sont extrêmes). Or, ces homologies sont difficiles à discerner, voire impossible, si l'on étudie d'abord la structure d'un métamère antérieur, incomplet et déformé par la céphalisation, avant celle d'un métamère répétitif thoracique. En revanche, elles sont aisées à mettre en évidence si les déformations progressives en sont observées en passant d'un segment postérieur typique et complet, à son voisin antérieur, et ainsi de suite jusqu'aux segments céphalisés dans lesquels se sont produits fusion, déplacement ou disparition d'une partie de leurs composants. L'analyse progressive, postéro-antérieure, permettra d'établir lesquels de ces composants sont concernés par ces transformations et d'employer, pour les décrire, une terminologie fondée sur leur valeur morphologique originelle.

Par la suite, en comparant des éléments comparables répondant à une terminologie clairement établie, il sera possible de décrire et d'exposer avec précision les variations du squelette axial à travers les différentes lignées de décapodes et particulièrement celles de sa région céphalique.

L'étude de ces variations et les implications phylogénétiques qui en découlent constituent le but final de cette recherche dont le présent travail n'est qu'une étape préliminaire, mais indispensable.

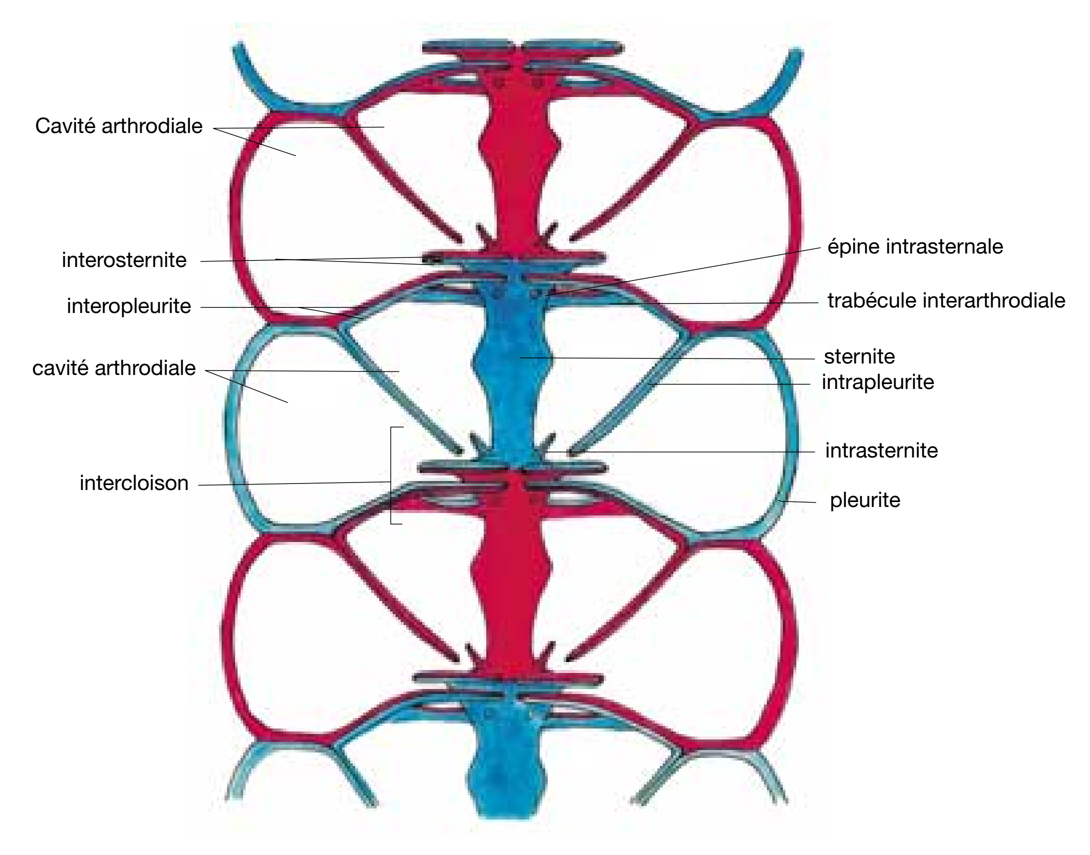


FIG. 4. — Schéma de l'organisation de base du squelette axial, vue apicale.

GÉNÉRALITÉS

LES SCLÉRITES DU SQUELETTE AXIAL

Le squelette axial tel que nous venons de le définir, et préparé selon cette définition, montre, en vue dorsale, sur les trois-quarts postérieurs de sa longueur, une succession de « cases » multicloisonnées (Fig. 1) s'achevant antérieurement par une large « cuvette » dépourvue de cloisons. Schématisons une de ces cases, choisie parmi celles, répétitives, de la région thoracique : le segment XI. Ce métamère se présente comme une « boîte » sans couvercle (la carapace, qui jouait ce rôle, ayant été éliminée), et dont le fond est percé de deux orifices. Ces orifices sont les cavités arthrodiales, béantes après ablation de la paire d'appendices que portait le segment (Fig. 4).
L'espace de cette boîte sans couvercle et au fond perforé est délimité latéralement par des sclérites dont les uns l'isolent du milieu extérieur et dont les autres l'isolent des segments postérieur et antérieur alors que d'autres encore, issus des précédents, le cloisonnent à l'intérieur (Figs 2A, B ; 5).
Les sclérites qui isolent l'organisme du milieu extérieur sont formés d'un seul feuillet tégumentaire. Ils sont *segmentaires*, c'est-à-dire qu'ils concernent un seul segment.
Les sclérites qui isolent chaque segment de son voisin sont issus d'un repli des précédents et, par conséquent, formés d'un double feuillet tégumentaire. Ce sont des phragmes. Ils sont intersegmentaires et constituent, ensemble, l'« intercloison ». Celle-ci émet à son tour, vers l'intérieur du segment, d'autres phragmes, qui sont dits « intrasegmentaires » puisqu'issus d'un seul feuillet de l'intercloison, donc se rapportant à un seul segment.
Passons en revue, séparément, ces différents sclérites.

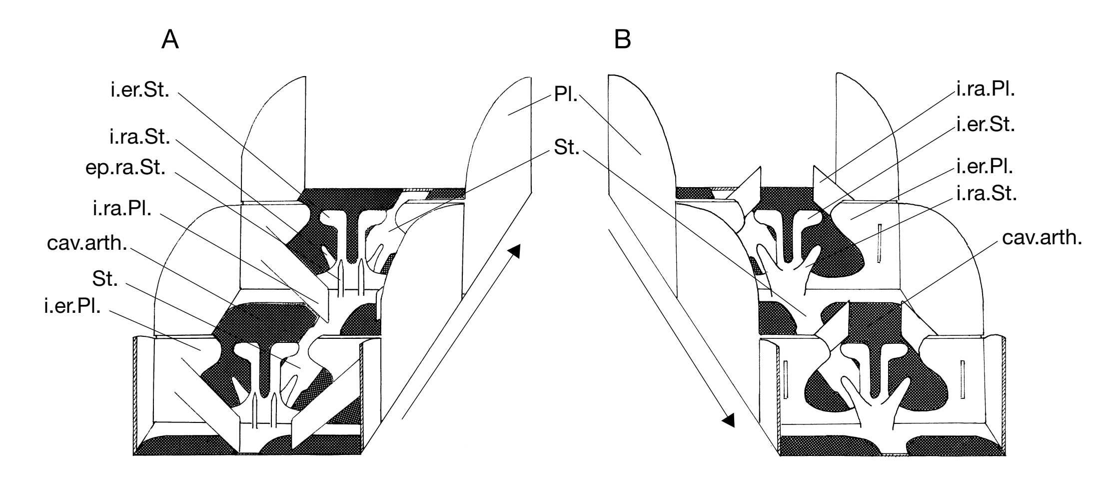


FIG. 5. — Schéma de deux segments identiques successifs en vue cavalière ; **A**, vue postéro-antérieure ; **B**, vue antéro-postérieure.

Sclérites à feuillet simple

Ce sont : le sternite et les pleurites, qui isolent l'organisme du milieu extérieur, ventralement pour le premier, latéralement pour les seconds.

Le sternite (St.). Il constitue le plancher du segment, réduit à une bande plus ou moins étroite qui sépare entre elles les deux cavités arthrodiales du métamère. Si, dans la succession métamérique, le sternite subit des variations de contour selon le métamère auquel il se rapporte, il demeure, d'un bout à l'autre du céphalothorax dans un plan subhorizontal (Fig. 6A).

Les pleurites (Pl.). Ils constituent les deux murailles latérales du segment thoracique et sont sub-verticaux (Fig. 6C). Mais, contrairement au sternite qui conserve la même orientation subhorizontale sur toute la longueur du céphalothorax, le plan des pleurites, dans la succession métamérique ne demeure pas vertical dans tous les segments céphalothoraciques. Ses variations d'orientations sont les suivantes :

a) ils sont verticaux dans la région thoracique (Fig. 7A) ;

b) ils sont obliques dans la région de passage thoraco-céphalique (Fig. 7B) ;

c) ils sont sub-horizontaux dans la région céphalique (Fig. 7C).

Cette modification progressive du plan pleural selon la partie du corps concernée constitue un phénomène important. Il entraîne nécessairement des transformations majeures au niveau des phragmes. Nous n'y reviendrons qu'au moment de l'étude détaillée des segments masticateurs. Toutefois, elle devait être énoncée dès à présent et mise en lumière en raison de son caractère fondamental directement en rapport avec le processus de céphalisation.

Sclérites à feuillets doubles : les phragmes

Ils sont le résultat d'une invagination lamelleuse cuticulaire. Ils sont donc constitués de deux feuillets.

Il faut insister sur cette notion de cloisonnement des phragmes, car, bien que reconnue dès l'origine, ses conséquences en furent négligées par les auteurs qui se sont penchés sur ces formations. Ainsi, H. Milne Edwards écrivait-il, en 1851 : « Les deux feuillets se soudent intimement entre eux ; ces cloisons peuvent être considérées comme si elles étaient des lames simples ». Il n'en est rien. Non seulement ces feuillets se décolent aisément l'un de l'autre, mais encore, nous verrons qu'ils peuvent présenter une configuration différente l'un de l'autre bien que leurs bords aient nécessairement la même « découpe » puisqu'il s'agit d'une pliure.

Les phragmes sont de deux sortes :

1) les phragmes primaires, émis par les sclérites à feuillet simple (les sternites et les pleurites) à leur

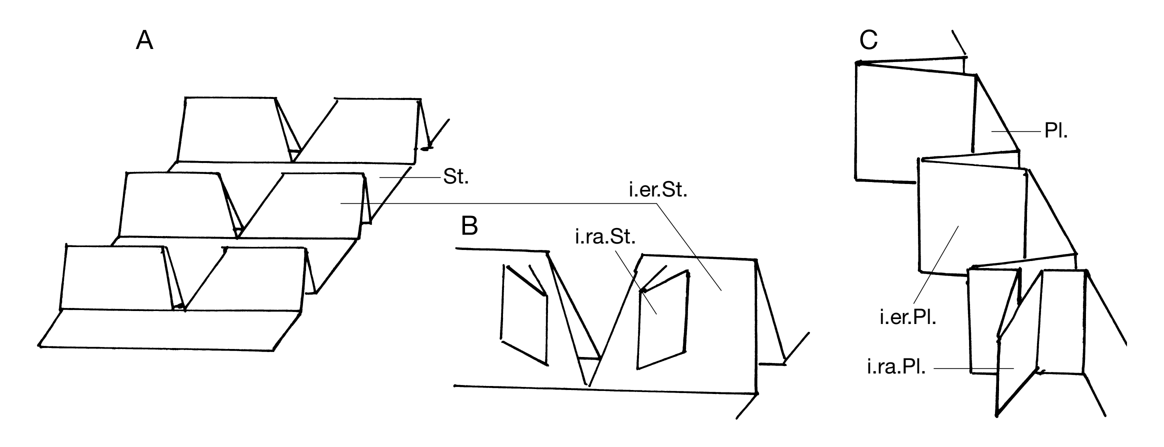


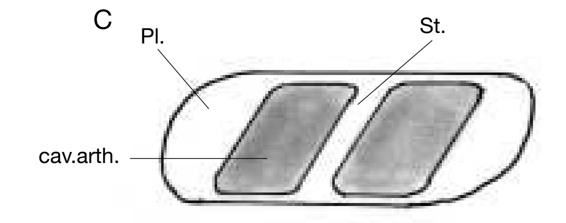
FIG. 6. — Schémas des phragmes ; **A**, intérosternites ; **B**, intérosternites et intrasternites ; **C**, intéropleurites et intrapleurites.

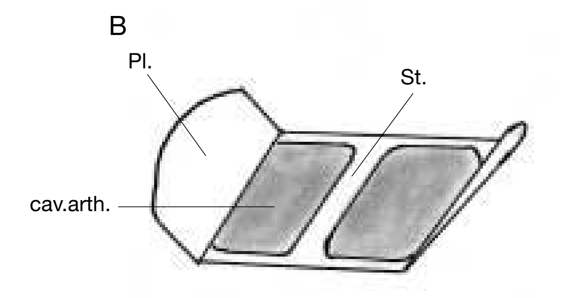
jonction métamérique. Ils sont alors *intersegmentaires ;*
2) les phragmes secondaires, issus d'un seul des deux feuillets d'un phragme primaire. Ils sont alors *intrasegmentaires.*

Les phragmes primaires. Les intérosternites (i.er.St.) : ils s'élèvent verticalement à la limite de deux sternites voisins (parfois jointifs à leur base, parfois non), en deux piliers lamelleux séparés par une échancrure médiane et prolongés par un processus aliforme. Les deux feuillets de l'intérosternite appartiennent chacun à un segment différent (Fig. 6A).

Les intéropleurites (i.er.Pl.) : à la limite de deux pleurites voisins ; ils s'étendent, perpendiculairement à ceux-ci, vers l'axe médian du corps. Les processus aliformes de leurs extrémités supérieures se chevauchent avec celles des piliers des intérosternites. Dans leur région médiane, leur bord supérieur s'incurve en une large échancrure. Leurs deux feuillets appartiennent à deux segments différents (Fig. 6C).

Les trabécules interarthrodiales (i.er.tr.) : les lames phragmales qui constituent intérosternites et intéropleurites peuvent être jointives à leur base. Lorsqu'elles ne le sont pas, elles sont reliées entre elles, dans leur région inférieure, par un mince prolongement en forme de baguette qui sépare les cavités arthrodiales de deux segments successifs, d'où leur nom de trabécules interarthrodiales. Lorsque sternites et pleurites





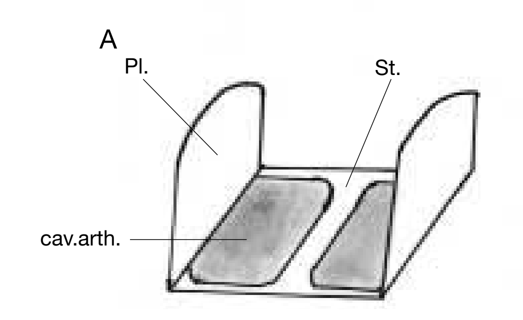


FIG. 7. — Position des pleurites ; **A**, dans la région thoracique ; **B**, dans la région gnathale ; **C**, dans la région céphalique.

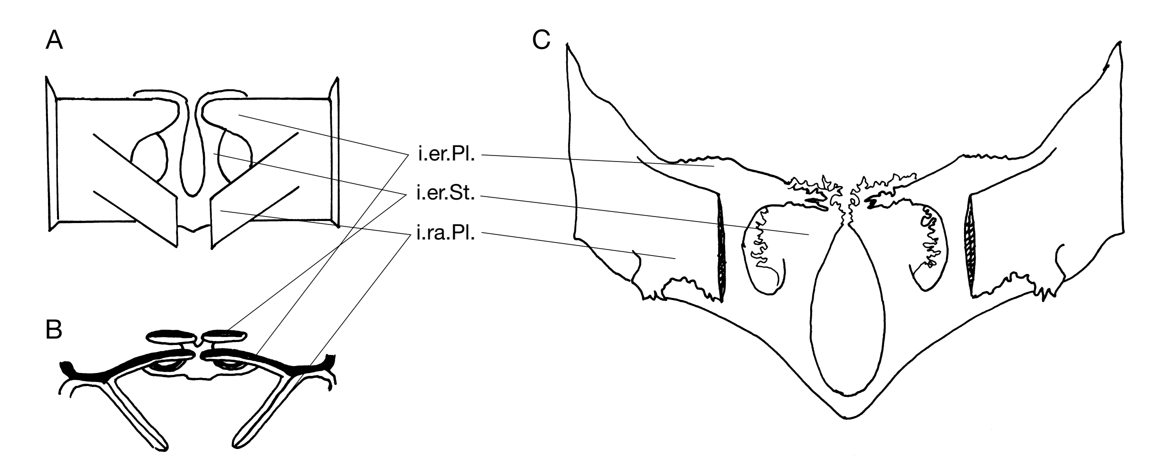


FIG. 8. — Cloison intersegmentaire schématisée ; **A**, vue postéro-antérieure ; **B**, vue apicale ; **C**, d'après nature, intrapleurite sectionné.

symétriques sont jointifs à leur base, ce n'est plus un phragme en forme de baguette qui constitue la trabécule interarthrodiale, mais la base de l'échancrure de l'intéropleurite mentionné plus haut.

Les phragmes secondaires. Intrasternites (i.ra.St.) : l'intrasternite est le phragme émis par l'un des deux feuillets du pilier intérosternal, le feuillet antérieur. Le phragme ainsi formé cloisonne une partie de l'espace du segment antérieur à l'intérosternite. Ses deux feuillets appartiennent donc au même segment, d'où son nom, intrasegmentaire. Le feuillet postérieur de l'intérosternite, lui, demeure lisse (Fig. 6B).

Intrapleurites (i.ra.Pl.) : le feuillet postérieur de chaque intéropleurite émet vers l'arrière un phragme puissant, en oblique à l'intérieur de l'espace du segment postérieur à l'intéropleurite, cloisonnant ainsi cet espace. Son extrémité déchiquetée vient s'accrocher aux processus aliformes de l'intercloison postérieure de ce segment. Le feuillet antérieur de l'intéropleurite émetteur du phragme intrapleural demeure lisse et uni (Fig. 6C).

Épines intrasternales (ep.ra.St.) : elles sont paires, émises par le sternite lui-même, en arrière de l'intérosternite. Lamelleuses à leur base, selon un axe longitudinal, elles s'élèvent dans l'espace du métamère en une longue épine pointue, très amenuisée vers le haut. Ces épines sont intrasegmentaires, directement émises par le sternite du segment concerné.

Arthrosternites (arth.St.) : un arthrosternite est le phragme résultant d'un repli latéral émis par le sternite le long de la bordure de la cavité arthrodiale. Ce phragme, subhorizontal, comme le sternite qui l'émet, est très fortement calcifié et concerne l'attache de l'appendice.

Les associations phragmales : l'intercloison. L'ensemble des phragmes que nous venons de décrire forment de réelles cloisons transversales intersegmentaires constituant avec leurs prolongements secondaires intrasegmentaires des unités structurales. Nous serons amenés à désigner globalement cet ensemble sous le terme général d'*intercloison* (i.er.cl) (Fig. 8) (voir Secretan 1982).

En dépit du fait que cette intercloison émette donc, vers l'avant et vers l'arrière, des phragmes intrasegmentaires, ce qui rend légèrement impropre le terme appliqué à l'ensemble, nous conservons cette désignation en raison du caractère fondamentalement intersegmentaire du point de départ de cette structure.

Les transformations des phragmes. La conformation des feuillets des phragmes, que ceux-ci soient primaires ou secondaires, peut varier avec le rôle qu'ils sont appelés à jouer dans l'organisme. Bien qu'ils soient essentiellement des éléments de soutien, servant aux insertions musculaires, d'autres fonctions peuvent s'adjoindre à

celles-ci et rendre leur structure plus complexe. Ainsi, les deux feuillets d'un même phragme peuvent, dans une région du repli qu'ils constituent, être très écartés l'un de l'autre et déterminer ainsi un espace fonctionnel volumineux (c'est le cas de l'ampoule intérosternale, ou spermathèque de la femelle de *Nephrops*) alors qu'en règle générale les deux feuillets sont étroitement accolés l'un à l'autre.

Ainsi il y a lieu d'étudier la surface interne comme la surface externe de chaque phragme. La description détaillée de ces éléments nécessite donc un vocabulaire de base qui devra nous permettre, non seulement de désigner les différents sclérites, simples ou doubles, mais aussi telle ou telle face de tel ou tel de leurs feuillets, à l'intérieur de tel ou tel métamère du corps ou à sa jonction avec tel ou tel autre.

Ainsi, avant d'étudier la description systématique de la succession métamérique de *Nephrops*, il convient d'établir un mode de désignation qui permette de les situer clairement.

Terminologie et abréviations

Chaque élément squelettique se réfère soit à un métamère, soit à l'intersection de deux d'entre eux. Toute désignation d'un sclérite devra donc s'accompagner de celle du ou des métamères concernés.

La numérotation des segments des malacostracés n'a pas toujours fait l'unanimité chez les carcinologistes. Nous avons donc choisi de suivre les auteurs qui considèrent le segment porteur de A1 comme le premier segment. La région porteuse de l'œil recevra le nom de « segment O ». Suivent les cinq métamères céphaliques porteurs de A1 (antennule), A2 (antenne), Md (mandibule), Mx1 (maxillule), Mx2 (maxille). Leur numérotation sera I, II, III, IV et V.

Les huit métamères thoraciques sont numérotés de VI à XIII. Ils sont porteurs des péréiopodes masticateurs Pmx1, Pmx2, Pmx3 (VI, VII, VIII), et des péréiopodes marcheurs (ou pattes) P1, P2, P3, P4, P5 (IX, X, XI, XII, XIII).

Devant la difficulté de s'y retrouver dans ces différentes numérotations, nous les représentons dans le tableau suivant.

Désignation et numérotation des métamères, des sternites et pleurites, et des appendices s'y rapportant

Segments	Sternites	Pleurites	Appendices
O			œil O
I	St. I	Pl. I	antennule A1
II	St. II	Pl. II	antenne A2
III	St. III	Pl. III	mandibule Md
IV	St. IV	Pl. IV	maxillule Mx1
V	St. V	Pl. V	maxille Mx2
VI	St. VI	Pl. VI	1er maxillipède : Pmx1
VII	St. VII	Pl. VII	2d maxillipède : Pmx2
VIII	St. VIII	Pl. VIII	3e maxillipède : Pmx3
IX	St. IX	Pl. IX	1re patte ambulatoire : P1
X	St. X	Pl. X	2e patte ambulatoire : P2
XI	St. XI	Pl. XI	3e patte ambulatoire : P3
XII	St. XII	Pl. XII	4e patte ambulatoire : P4
XIII	St. XIII	Pl. XIII	5e patte ambulatoire : P5

Désignation des phragmes

Les phragmes intersegmentaires (endosternites et endopleurites) : i.er. = « inter »

i.er.St. intérosternites ;
i.er.Pl. intéropleurites ;
i.er.tr. trabécules interarthrodiales ou intertrabécules ;
i.er.cl. intercloisons.

Les phragmes intrasegmentaires (intrasternites et intrapleurites) : i.ra. = « intra »

i.ra.St. intrasternites ;
i.ra.Pl. intrapleurites ;
ep.ra.St. épine intrasternale ;
arth.St. arthrosternite ;
cav.arth. cavité arthrodiale.

Pour situer chacun de ces sclérites (ou ensemble de sclérites) à l'intérieur du corps, leur abréviation sera suivie, chaque fois que cela sera nécessaire, du numéro du segment auquel il se rapporte, ou de ceux des segments qu'ils séparent.

Abréviations des différents feuillets et de leurs différentes faces :

F.a. feuillet antérieur ;
F.p. feuillet postérieur ;
F.ext. feuillet extérieur ;
F.int. feuillet interne ;
V.a. vue antérieure ;
V.p. vue postérieure ;
V.ext. vue externe ;
V.int. vue interne.

Autres abréviations :

abd abdomen ;
co.Pl. cotyle pleurale
pro.al. processus aliforme ;
butée md butée mandibulaire ;
cou. coussinet ;
app.md appendice mandibulaire ;
b. ép. butée épimérale.

MÉTHODE ET PLAN DE TRAVAIL

Le squelette est débarrassé de toute substance organique par immersion rapide dans un bain concentré d'hydroxyde de potassium (KOH) à chaud.
L'épimère est découpé à la limite supérieure des pleurites thoraciques, ce qui libère en même temps la carapace, qui n'est solidaire du squelette segmentaire que dans la région céphalique. Au niveau maxillaire, on préserve la partie calcifiée de l'épimère contenant la « butée mandibulaire ». On préserve également une mince bande de carapace au niveau où elle est soudée latéralement avec les pleurites antennaire ou antennulaire.
Chaque métamère est isolé et étudié séparément. On sépare le segment du reste du squelette par section des sternites et des pleurites des segments voisins au ras des intercloisons, postérieurement à l'intercloison postérieure et antérieurement à l'intercloison antérieure du segment mis à l'étude. Puis, dans un second temps, les intercloisons sont dédoublées afin que les faces, antérieure de l'une et postérieure de l'autre, propres au segment considéré, soient ainsi découvertes. Des déformations pouvant intervenir avec le dédoublement des feuillets des phragmes, celui-ci n'est parfois que partiel. Dans les régions phragmales où les surfaces des deux feuillets sont rigoureusement identiques on les laisse accolés sur leurs bords afin de préserver le contour et la solidité de la lame qu'ils constituent ensemble.
Naturellement, plusieurs spécimens seront nécessaires pour étudier un même segment ; une coupe transversale et une coupe sagittale seront nécessaires à l'examen complet de ses différentes faces. Ces sections n'affecteront que les sternites en vues postéro-antérieure et antéro-postérieure et les pleurites. En effet, chez *Nephrops*, les extrémités des phragmes sont reliées par de solides imbrications qui n'ont pas besoin d'être sectionnées, leur « désengrennage » s'effectuant par simple traction, sans déchirures ni déformations.
L'étude complète de chaque métamère sera illustrée de la façon suivante : le métamère entier sera représenté en vue dorso-ventrale (Fig. 9, flèche 1) et ventro-dorsale (Fig. 9, flèche 2), en vue postéro-antérieure (Fig. 9, flèche 3) et antéro-postérieure (Fig. 9, flèche 4) ; le métamère, sectionné longitudinalement sera représenté en vue latérale externe (Fig. 9, flèche 5), et en vue latérale interne (Fig. 9, flèche 6) ; sectionné transversalement, il montrera les faces internes de ses intercloisons postérieure et antérieure (Fig. 9, flèches 7 et 8). Enfin, l'intercloison qui le relie au métamère suivant sera prélevée isolément sur un autre spécimen et étudiée avec ses doubles feuillets et ses imbrications, en vue apicale.
Il est donc nécessaire de disposer au minimum de quatre spécimens du même métamère pour être en mesure d'étudier son squelette dans sa totalité. Lorsque les différences entre deux métamères sont minimes, certaines vues ne seront pas représentées, les différences étant seulement signalées dans le texte.

LE SEGMENT XIII : PORTEUR DU 8e THORACOPODE : (= P5) (Figs 10-25)

Ce segment thoracique, le dernier avant l'abdomen, n'est pas totalement représentatif des segments répétitifs thoraciques sur lesquels est fondé le plan de base du squelette axial. Il est facheux de commencer cette étude par un exemple qui semble démentir le bien fondé de notre méthode qui consiste à étudier les segments dans l'ordre postéro-antérieur. Mais tout élément qui limite une structure, dans un sens ou dans un autre, reflète forcément des tendances exceptionnelles en rapport avec son rôle limitrophe.
En tout état de cause, nous nous trouvons dans l'obligation de prendre les choses dans l'ordre où elles se présentent, le choix du sens dans lequel nous abordons cette étude étant établi une fois pour toutes. Il faut seulement attirer l'attention sur l'originalité de ce métamère, le dernier du thorax, le premier dont nous décrivons l'organisation phragmale.

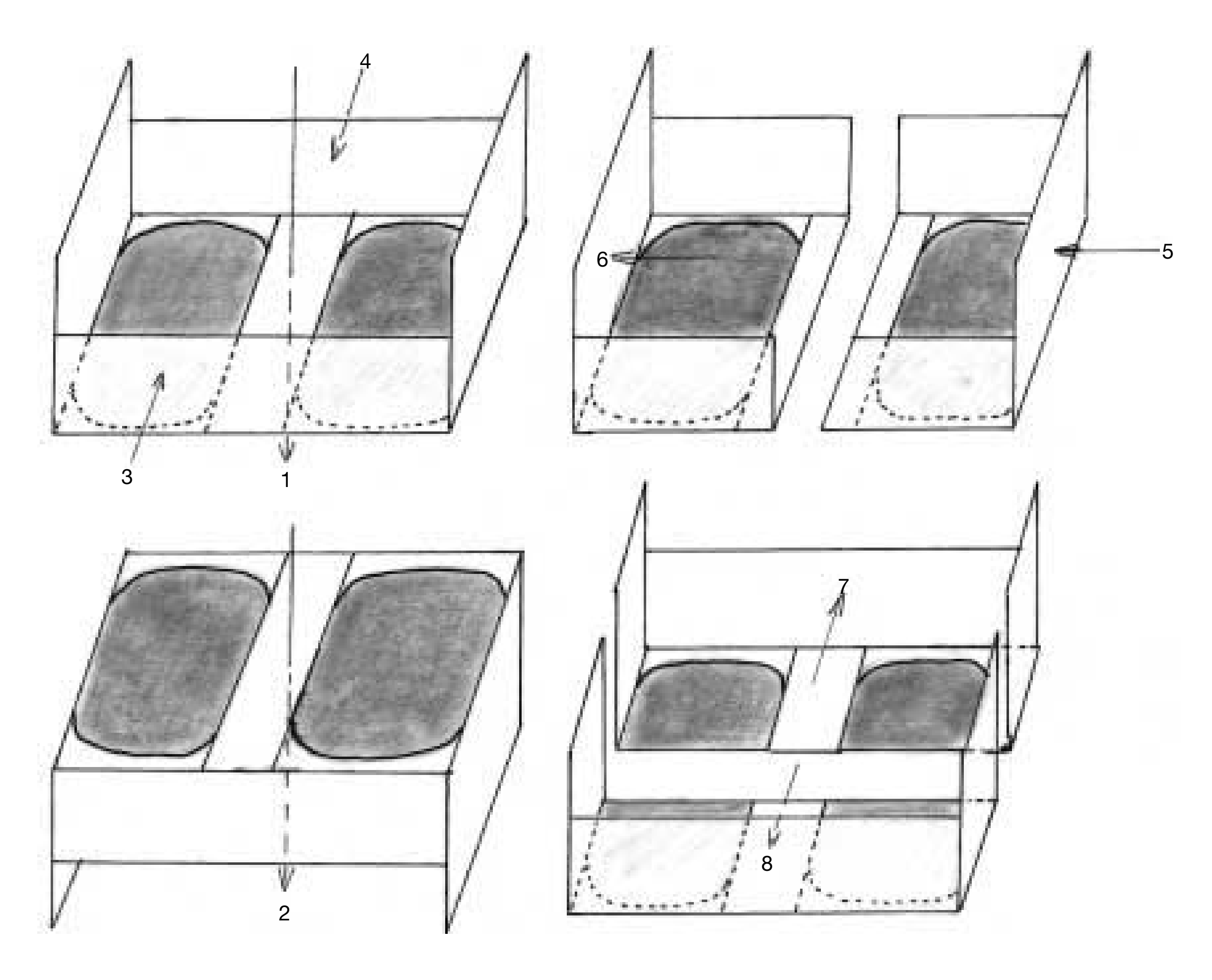


FIG. 9. — Schémas des différents plans étudiés du métamère. Abréviations : **1**, vue dorso-ventrale ; **2**, vue ventro-dorsale ; **3**, vue postéro-antérieure externe ; **4**, vue antéro-postérieure externe ; **5**, vue latérale externe ; **6**, vue latérale interne ; **7**, vue antéro-postérieure interne ; **8**, vue postéro-antérieure interne.

CARACTÉRISTIQUES DU SEGMENT

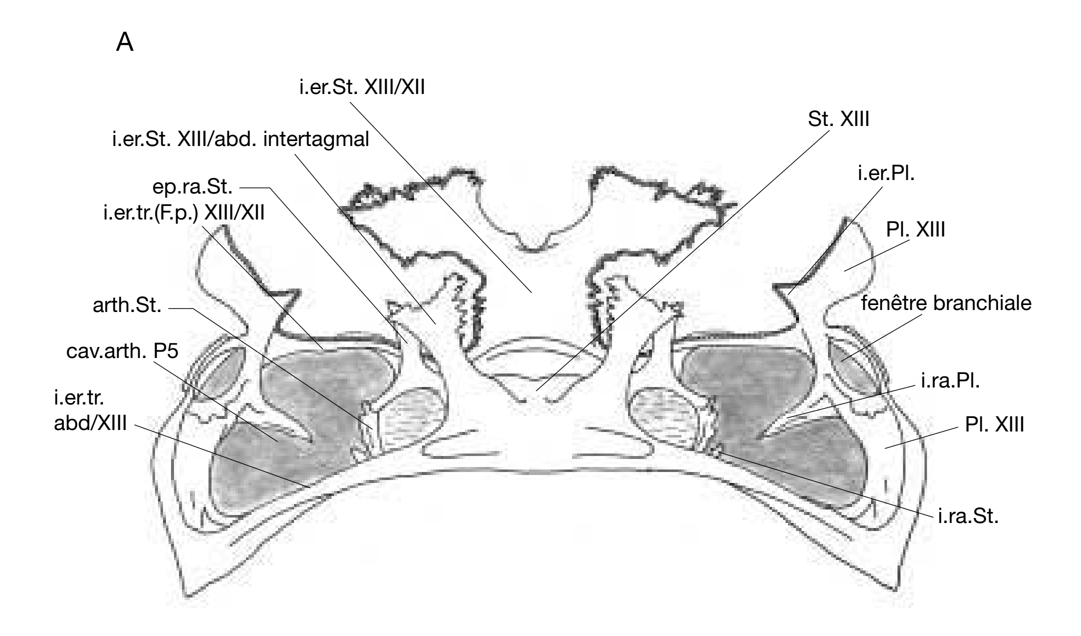
Dans le cas présent, il se trouve que les particularités qu'il présente sont largement compensées par les avantages suivants :

– les phragmes de ce dernier segment, contrairement à ce qui se passe dans les segments répétitifs qui lui sont antérieurs, ne présentent pas de liaisons entre eux à leurs extrémités ; ils sont isolés les uns des autres et, de ce fait, plus faciles à identifier dès le début de ce travail ;

– quant aux modifications d'ordre sexuel qu'il présente, elles sont révélatrices de potentialités transformatrices dont on retrouvera, dans la région antérieure, des applications d'une importance majeure dont l'origine serait demeurée obscure sans ce premier exemple.

L'originalité du dernier segment thoracique se traduit essentiellement par trois particularités :

1) les phragmes sternaux, au lieu de s'élever verticalement dans le corps, sont inclinés postéro-antérieurement, dans un plan oblique se rapprochant de l'horizontal. C'est ainsi que, le segment étant observé en vue dorso-ventrale, on les voit sur toute leur surface morphologiquement postérieure (Figs 10 ; 11) et non en vue réellement apicale ;



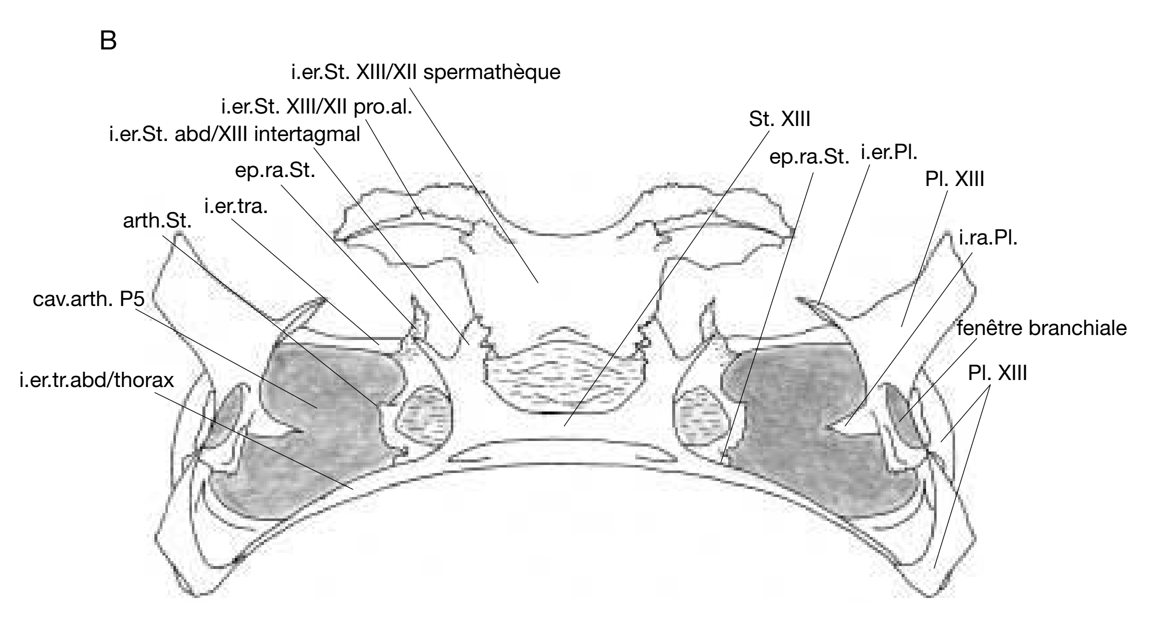
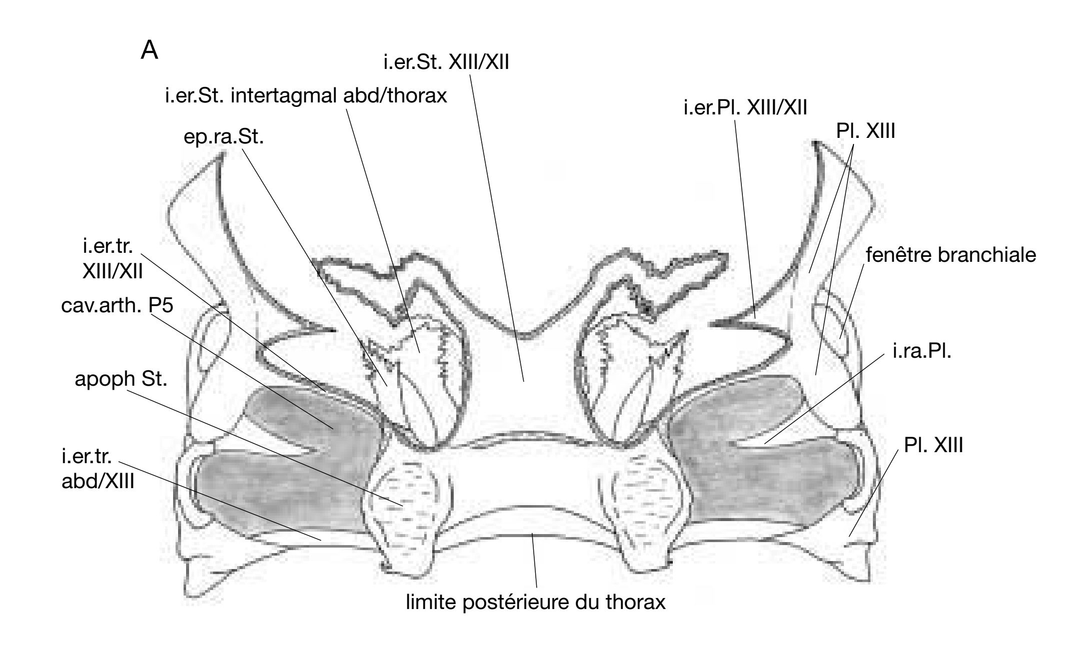


Fig. 10. — Segment de P5 (XIII), vue dorsale ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

2) la région pleurale semble dédoublée, le pleurite proprement dit étant décalé vers l'arrière et relié au pleurite du segment antérieur par l'intermédiaire d'un sclérite apparemment supplémentaire ;

3) l'intercloison antérieure du segment XIII présente une morphologie complexe et constitue un organe particulier en rapport avec sa fonction sexuelle (Figs 10; 11).



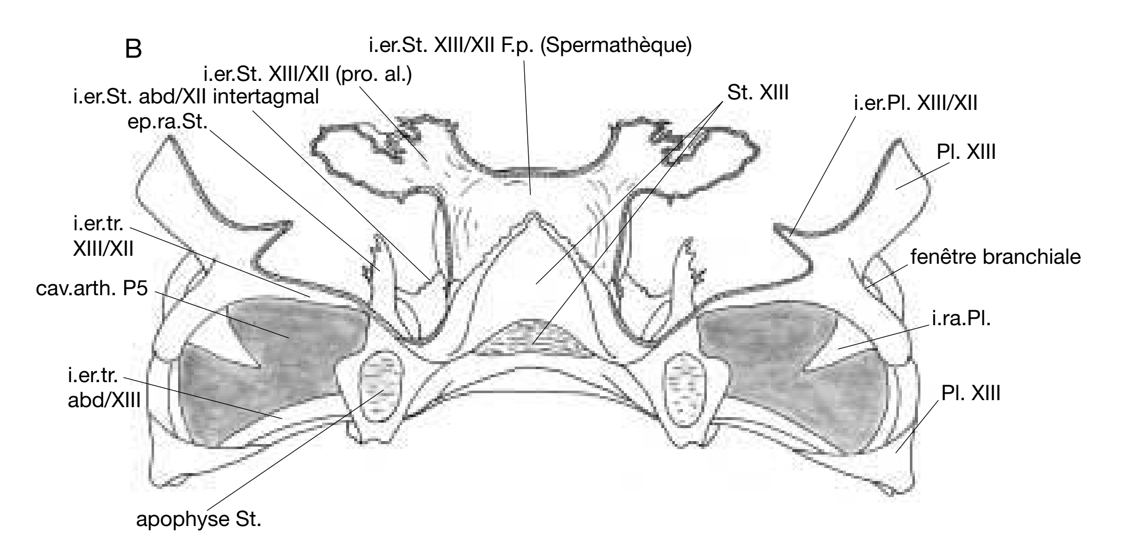
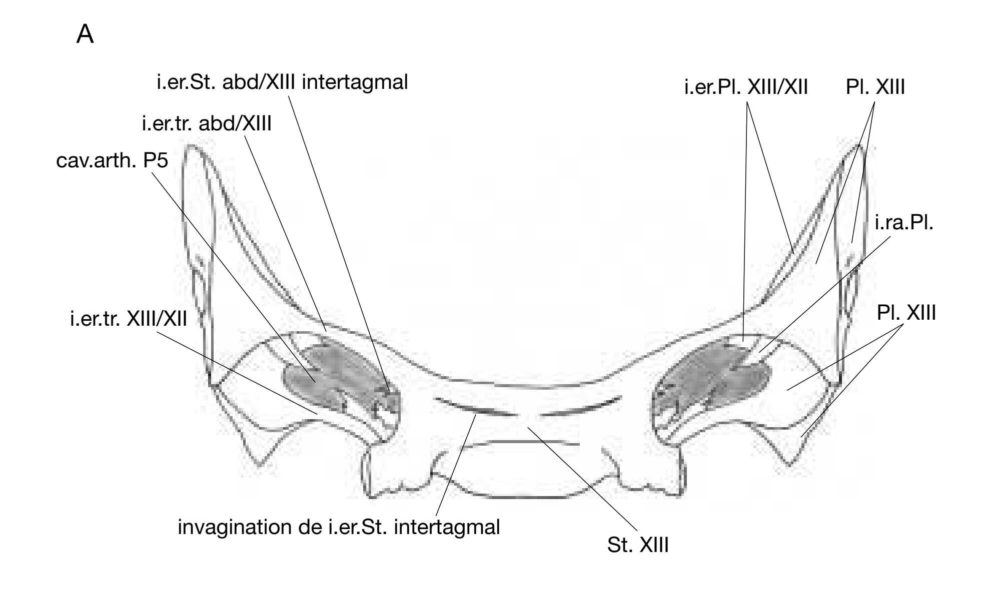


FIG. 11. — Segment de P5 (XIII), vue ventrale ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

RÉGION STERNALE

Pour observer, en vue externe, le sternite de XIII, dans sa totalité, il faut l'orienter, isolément, en oblique par rapport à l'axe horizontal du segment. Les deux régions dont il est constitué sont alors bien visibles. Elles présentent un dimorphisme sexuel très important.

Chez le mâle comme chez la femelle, on distingue trois zones. La plus postérieure n'appartient pas au sternite proprement dit : c'est la partie calcifiée du tégument de liaison avec l'abdomen Elle est séparée du sternite par deux sillons légèrement obliques dont chacun donne naissance (observé en vue interne dorsale) à un intérosternite intertagmal.



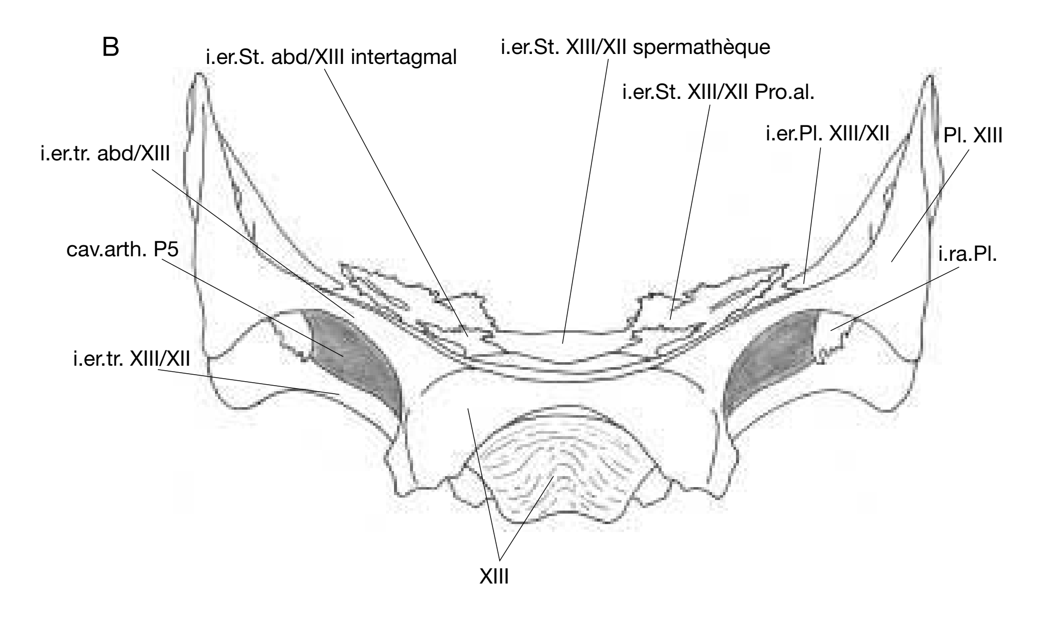


FIG. 12. — Segment de P5 (XIII), vue postéro-antérieure ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

Le sternite mâle (Figs 10A, 11A, 20A)

La partie du sternite qui fait suite au tégument de liaison à la forme d'un X élargi limité latéralement par deux structures en forme d'étrier, membraneuses en leur centre, et bordées extérieurement par les « crochets » apophysaires qui servent à l'articulation des appendices. Ces apophyses sont nommées *arthrosternites*. Ce sont des phragmes.

La zone antérieure du sternite forme une large ellipse se terminant latéralement aux confins de l'intertrabécule XIII/XII.

Le sternite femelle (Figs 10B, 11B, 19E, 20B)
La partie du sternite qui fait suite au tégument de liaison thoraco-abdominal est extrêmement large et se termine latéralement par deux apophyses plates, en étrier, membraneuses en leur centre, comme chez le mâle. Mais, chez la femelle, ces étriers s'avancent de part et d'autre du sternite antérieur de telle sorte que leur bord antérieur et l'intertrabécule XIII/XII deviennent jointifs. En arrière, un sillon en arc de cercle indique le point de départ de l'invagination endosternale intertagmale.
La région antérieure du sternite, pointu, s'inscrit dans un triangle isocèle. Sa base est légèrement concave et ses deux côtés très légèrement convexes. Il est partiellement membraneux.

RÉGION PLEURALE
Elle n'est guère affectée par le dimorphisme sexuel. Sa description est donc valable pour les deux sexes.

Pleurite (Figs 13A, B ; 14A, B)
Il se compose, nous l'avons dit, de deux parties. En arrière se trouve le pleurite proprement dit, bien individualisé, qui présente un contour ogival. Sur sa face interne (Fig. 21B), un large repli en referme les bords supérieurs et postérieurs. Son extrémité postéro-inférieure est également refermée sur elle-même, de telle sorte qu'elle se termine en forme de cône renversé. Sur la face interne du pleurite, on observe, en vue cavalière, la profonde cuvette que constitue ce cône ouvert vers le haut. Une « fenêtre » membraneuse ovale s'inscrit dans la région antéro-inférieure du pleurite.
Au-dessous de cette fenêtre membraneuse, le bord inférieur du pleurite montre, sur sa face externe, un épaississement en fer à cheval, accompagnant une échancrure du bord de la cavité arthrodiale de P5, qui sert de point d'attache articulaire à cet appendice lorsqu'il est en place. C'est le « cotyle pleural » (co.Pl.).
Sur la face interne du pleurite, ce cotyle est marqué par une légère dépression en fer à cheval (Fig. 19B).
En avant de la région pleurale proprement dite, se trouve le sclérite supplémentaire jointif dans sa partie inférieure avec le pleurite proprement dit et qui s'élève, subrectangulaire, aussi haut que le pleurite lui-même, dont il est séparé, dans sa partie supérieure, par une zone épimérale en forme de V. Sur la face interne de la région pleurale, on voit une invagination qui donne naissance à un phragme intrasegmentaire bifide, l'intrapleurite du segment XIII (i.ra.Pl. XIII).
La région commune aux deux pleurites est percée d'une fenêtre ovale qui porte la pleurobranchie du segment.
Le pleurite antérieur, à sa jonction avec le pleurite du segment XII, émet un très petit phragme triangulaire, qui est l'intéropleurite (i.er.Pl. XIII/XII) .

Interprétation de la région pleurale
Cette zone supplémentaire représentée par le pleurite antérieur correspond à une « dévagination », ou plutôt à une absence de l'invagination, du phragme qui, à la limite de tous les autres pleurites thoraciques, constitue, en se repliant à l'intérieur du corps, l'intéropleurite. Cette région qui, sur les autres segments, effectue un repli endophragmal, est, ici, restée extérieure, et s'intercale latéralement entre le pleurite proprement dit de XIII et celui de XII. Seule, une petite portion de ce sclérite effectue un repli, d'où la très petite taille, exceptionnellement réduite par rapport à celle qu'il présente dans les autres segments thoraciques, de l'intéropleurite entre XIII et XII.
Cette absence d'intéropleurite, ou plutôt, ce non repli de la région pleurale antérieure, est sans doute en rapport avec la formation de l'ampoule sternale dont le volume occupe la plus grande partie de l'espace interne du segment.
Cependant, la présence de la fenêtre branchiale dans la zone intercalaire des deux régions pleurales permet d'autres hypothèses sur la curieuse constitution de cette zone pleurale anormalement dédoublée.

PHRAGMES STERNAUX
Endosternite postérieur
C'est un phragme intersegmentaire, donc un intérosternite (Figs 15A, B ; 22A, B). Les deux piliers de l'endosternite postérieur prennent

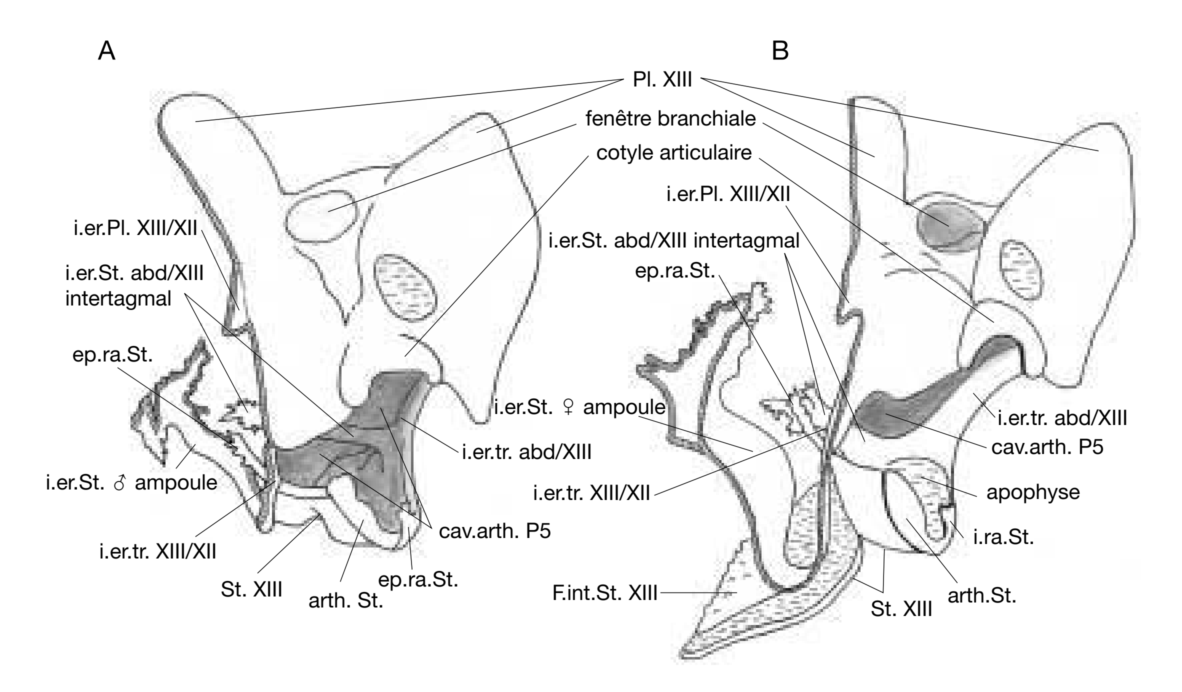


Fig. 13. — Segment de P5 (XIII). Coupe sagittale, vue externe ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

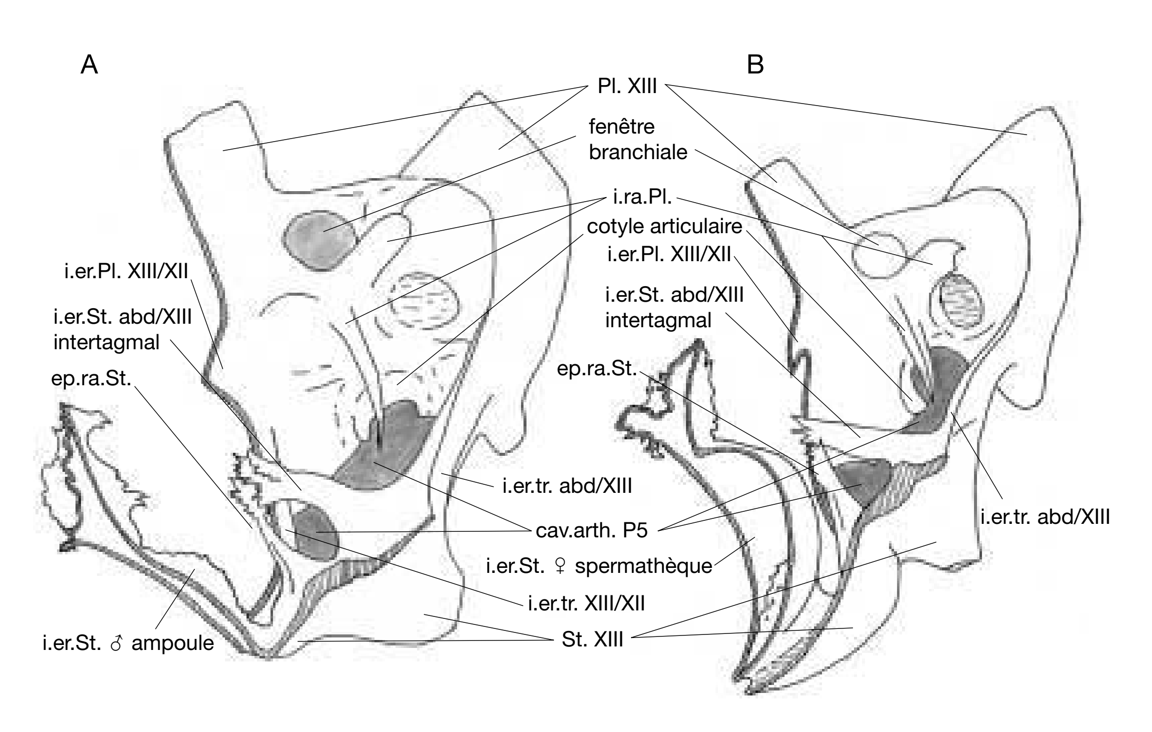


Fig. 14. — Segment de P5 (XIII). Coupe sagittale, vue interne ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

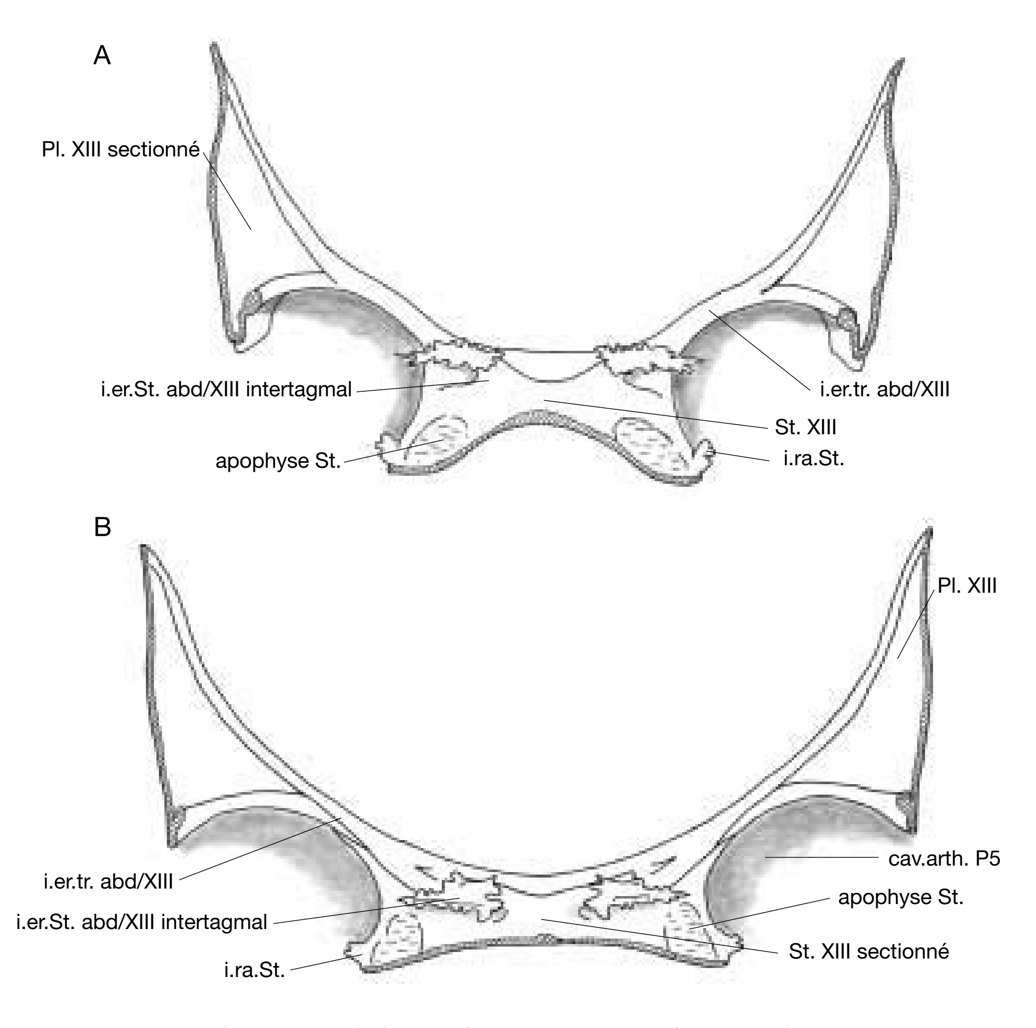


FIG. 15. — Segment de P5 (XIII), vue antérieure de la cloison postérieure ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

naissance dans la fente située à l'arrière du sternite XIII (Fig. 12). Sur la face interne du sternite, cette invagination se traduit par un bourrelet transversal d'où s'élèvent deux piliers divergents terminés en palettes légèrement déchiquetées comportant une partie élargie vers l'intérieur, et une partie mince et pointue vers l'extérieur. En raison de la minceur de leurs feuillets et de leur découpe, nous nommerons les extrémités denticulées des phragmes : *processus aliformes* (pro.al.).
Ces piliers endosternaux ont approximativement la même forme chez le mâle et chez la femelle, à cette différence près que, à leur point de départ, ils sont plus écartés l'un de l'autre chez la femelle (Fig. 22B) que chez le mâle (Fig. 22A).
Ce phragme, « intertagmal » puisqu'il relie le thorax à l'abdomen, deviendra la selle turcique chez les Eubrachyura.

Épine intrasternale (Fig. 19F)
C'est un phragme intrasegmentaire.
L'épine intrasternale est produite par une invagination des téguments qui bordent la région antérieure du sternite à sa jonction avec l'intertrabécule XIII/XII. Elle est liée ici à ces deux formations d'une façon particulière, que

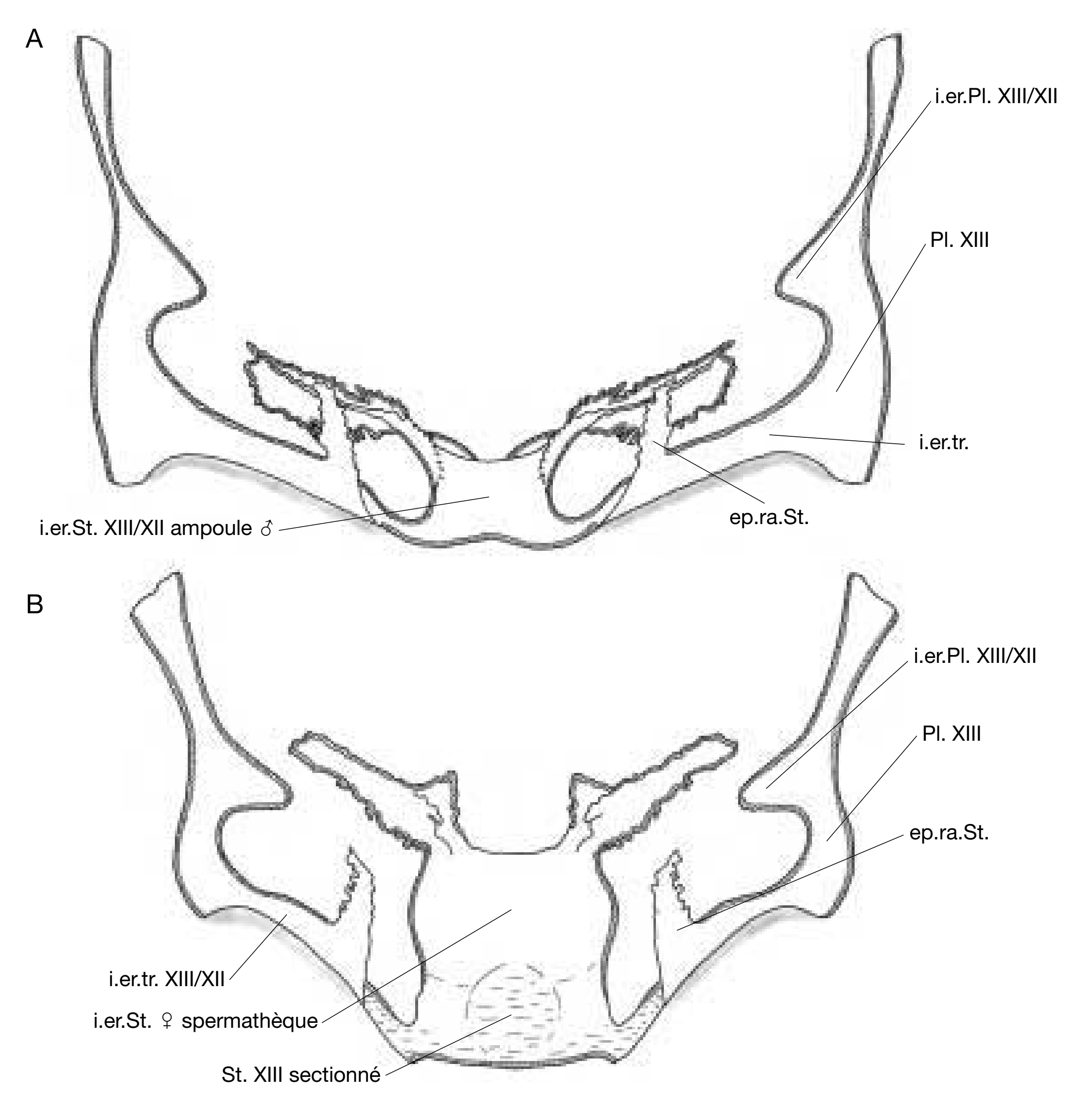
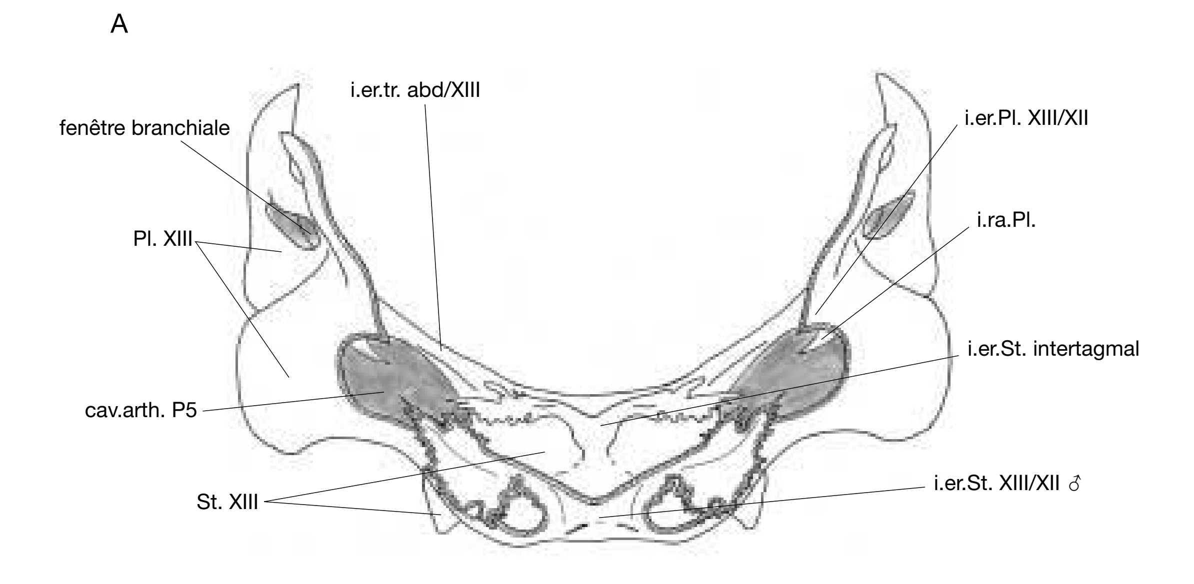


FIG. 16. — Segment de P5 (XIII), vue postérieure de la cloison antérieure ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

nous ne retrouvons plus dans les autres segments : l'épine intrasternale de XIII est exceptionnellement importante et solidaire de l'intertrabécule, alors qu'elle se réduit à une mince épine isolée sur les segments antérieurs.

Vue postéro-antérieurement (Fig. 19F), elle prolonge vers l'avant l'intertrabecule à laquelle elle est liée par une partie devenue membraneuse du feuillet postérieur de celle-ci. Ce feuillet demeure souple jusqu'à sa jonction avec le sternite, qui présente lui-même une zone membraneuse au niveau de cette jonction. Il y a là une solution de continuité dans la rigidité intertrabéculaire exceptionnelle qui est, nous allons le voir plus loin, en relation directe avec le rôle sexuel de l'intérosternite XIII/XII.

L'invagination dont l'épine est issue est située dans le prolongement du sillon qui traverse le sternite, et le sépare en deux parties. Le feuillet antérieur de l'intertrabécule, celui de XII, est



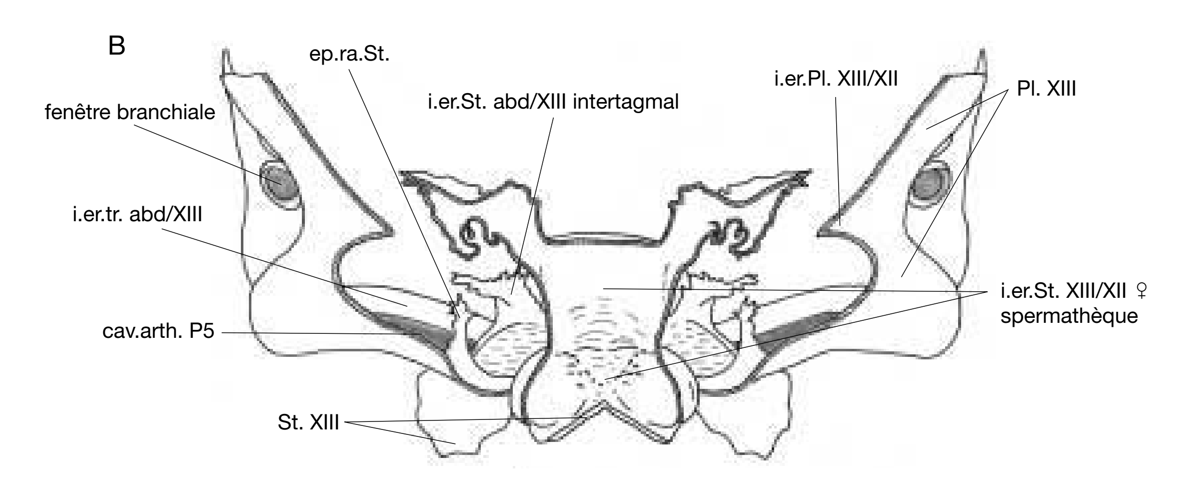


FIG. 17. — Segment de P5 (XIII), vue antéro-postérieure du segment ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

interrompu lui aussi, non pas au niveau de l'épine elle-même, mais plus loin, vers l'axe médian du corps. Il devient membraneux.

Endosternite antérieur

C'est un phragme intersegmentaire donc un intérosternite.

La particularité de cet intérosternite tient essentiellement à deux caractères :

1) il est constitué d'un seul pilier médian à sa base, pilier large et épais, qui se scinde dans sa région supérieure en deux branches terminées par des processus aliformes (pro.al) ;

2) les deux feuillets, postérieur et antérieur, de ce large pilier, ne sont pas accolé l'un à l'autre, mais s'écartent pour déterminer entre eux un volume creux, dénommé « ampoule intérosternale ».

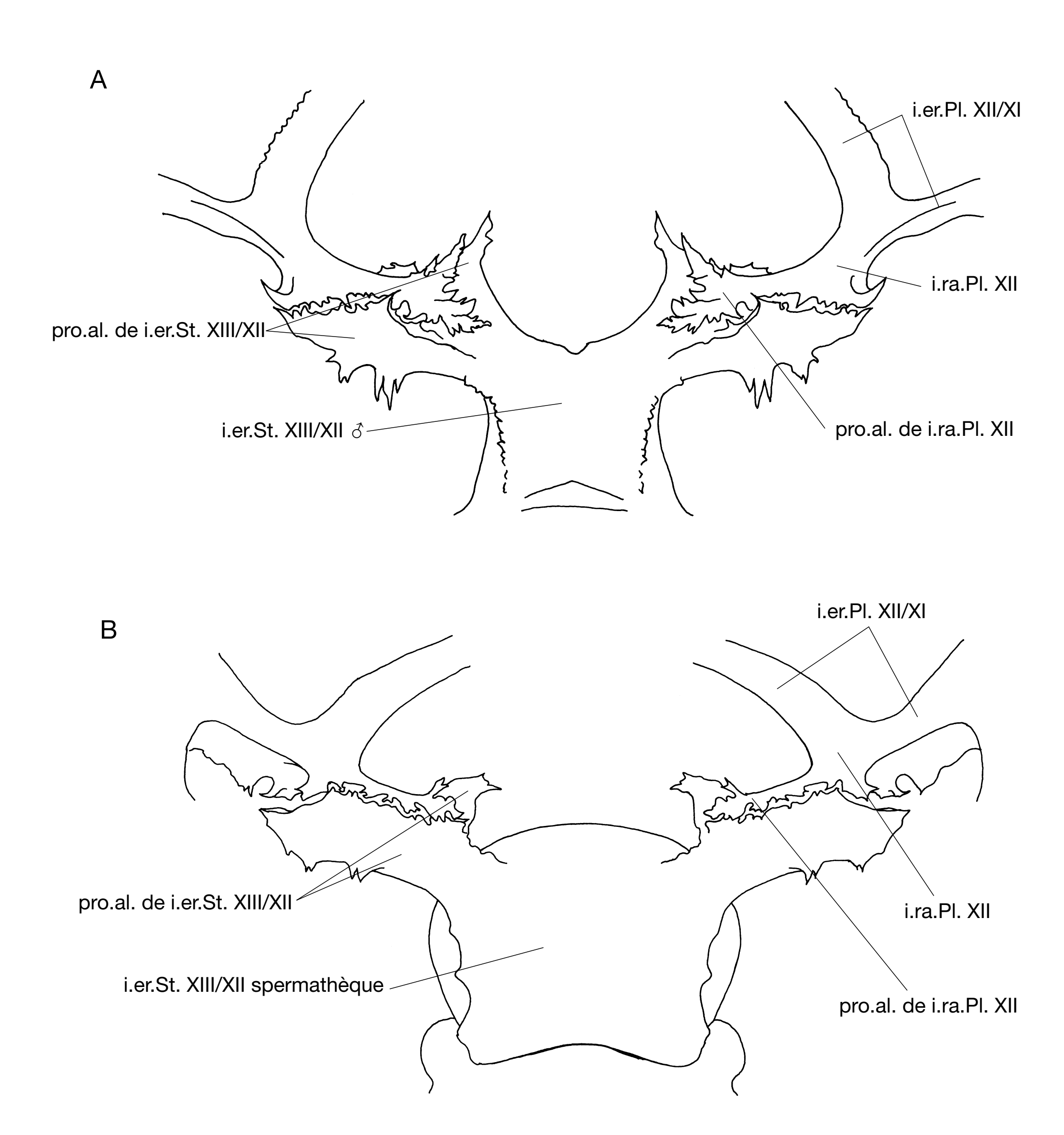


FIG. 18. — Segment de P5 (XIII), vue apicale du segment ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

La forme du pilier central et la dilatation produite par l'écartement des feuillets présente un important dimorphisme sexuel aussi l'étudierons-nous séparément chez le mâle et chez la femelle.

Ampoule intérosternale mâle (Figs 11A ; 14A ; 19A ; 23A)

Elle n'est pas très volumineuse. On voit le large pilier central de l'intérosternite incliné vers l'avant, observable sur sa face postérieure, surmonté de ses deux extrémités aux contours déchiquetés destinés à s'accrocher aux phragmes du segment antérieur. Ce pilier central est orné de deux crêtes longitudinales légèrement denticulées.

En section sagittale (Figs 13A ; 14A), on observe le creux de l'ampoule. On a remarqué, en observant, sur des exemplaires différents, le bombement

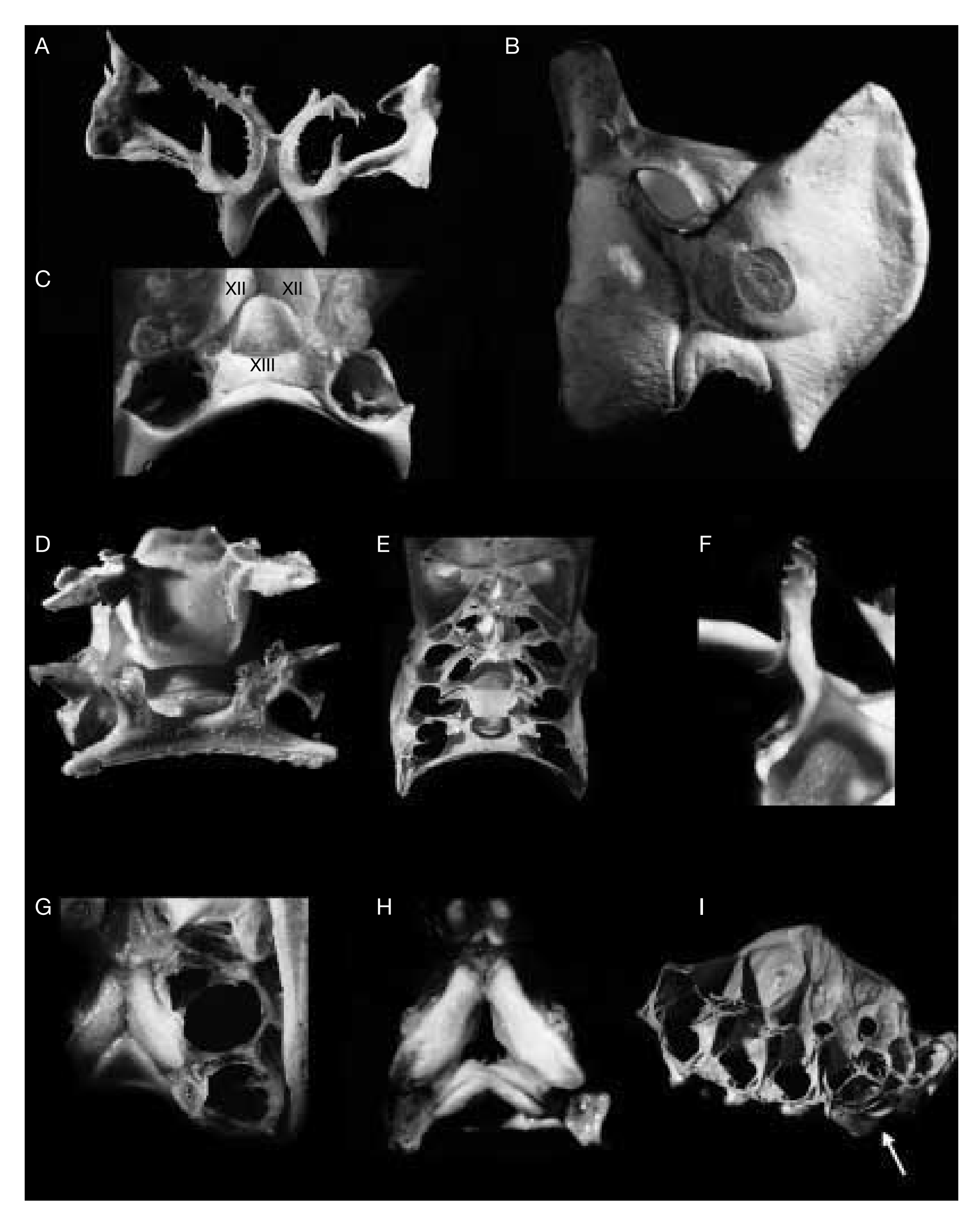


FIG. 19. — **A**, vue antérieure de l'intercloison antérieure du segment XII, feuillet XII découpé ; **B**, segment de P5 (XIII), pleurite, vue externe ; **C**, sternite, vue ventrale externe femelle ; **D**, spermathèque isolée, vue postérieure ; **E**, spermathèque en place, vue apicale ; **F**, épine intrasternale, vue postérieure ; **G**, vue ventrale des sternites XIII et XII (porteurs de P5 et P4), spermathèque fermée ; **H**, spermathèque ouverte ; **I**, coupe sagittale partielle du squelette axial montrant la spermathèque en coupe.

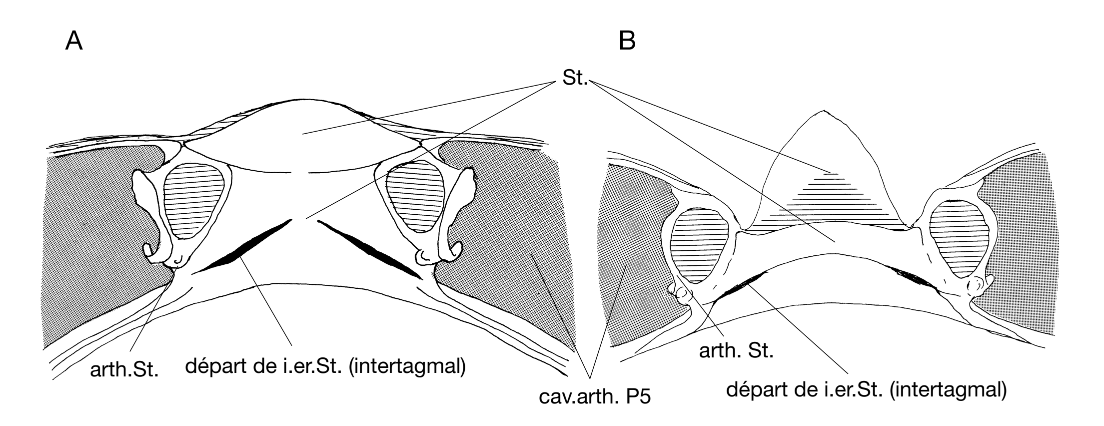
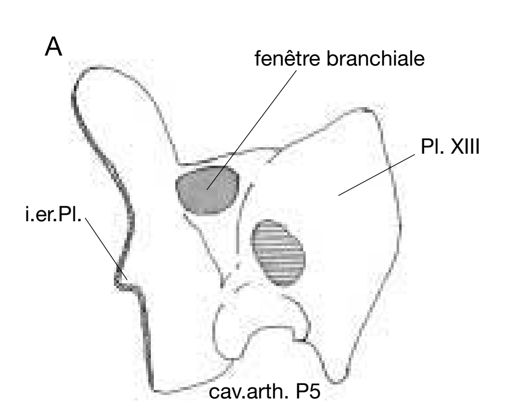


FIG. 20. — Segment de P5 (XIII), sternite, vue ventrale ; **A**, mâle ; **B**, femelle.



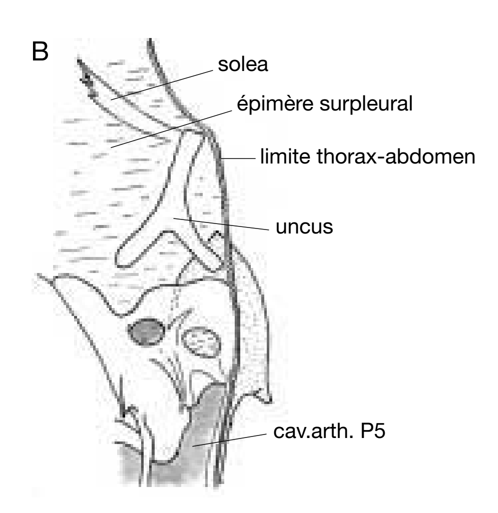


FIG. 21. — Segment de P5 (XIII), pleurite ; **A**, vue externe ; **B**, vue interne.

plus ou moins accentué, du feuillet postérieur du phragme, que le creux est plus ou moins important, probablement selon le degré de maturité sexuelle des spécimens.

Si nous isolons ce phragme de son métamère et découpons la plus grande partie du feuillet antérieur du pilier (Figs 19A ; 24A) laissant intacts les processus aliformes (dont les contours fragiles souffrent du dédoublement de leurs feuillets), on observe la bande membraneuse qui relie, à sa base, le feuillet postérieur du pilier au sternite XIII. On voit également les deux sillons longitudinaux qui correspondent, sur la face interne du feuillet, aux deux crêtes denticulées qui en ornent la face externe. Le rôle de cette ampoule intérosternale mâle ne nous est pas connu.

Ampoule intérosternale femelle (Figs 10B ; 11B ; 19D, E)

Elle est très volumineuse, sphérique, et beaucoup plus complexe que celle du mâle. En vue postérieure (Fig. 23B), on voit qu'elle présente elle aussi deux crêtes longitudinales. Celles-ci sont tuberculées, interrompues au départ des processus aliformes dont la base est tubulaire.

En vue antérieure, après découpe de son feuillet antérieur (celui de XII) (Fig. 24B) on peut observer l'intérieur de la sphère constitué par l'écartement des feuillets (Fig. 17B). Une coupe sagittale de l'ampoule intérosternale (Figs 13B ; 14B)

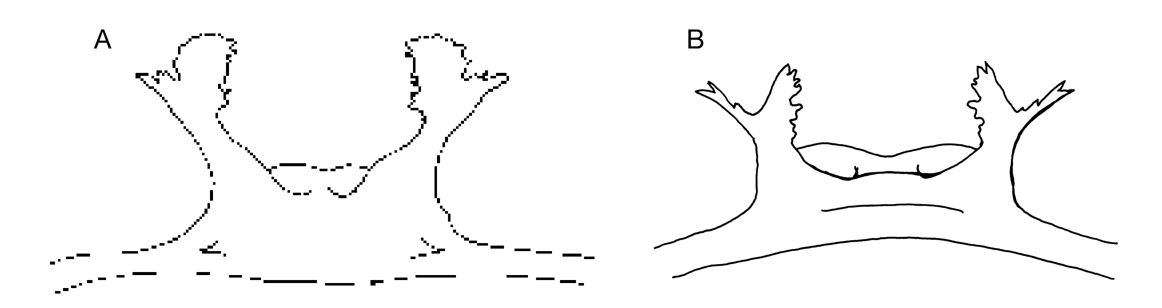


FIG. 22. — Segment de P5 (XIII), dernier intérosternite céphalothoracique ou phragme intertagmal ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

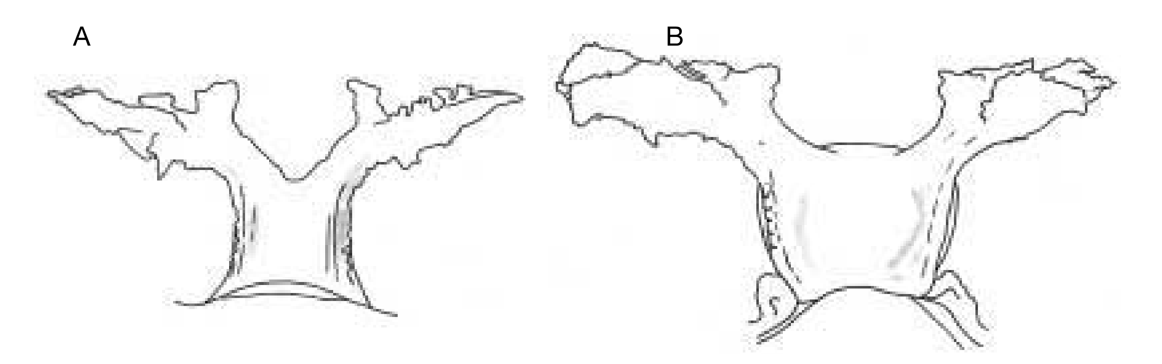


FIG. 23. — Segment de P5 (XIII), intérosternite antérieur (XIII/XII) vue postérieure ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

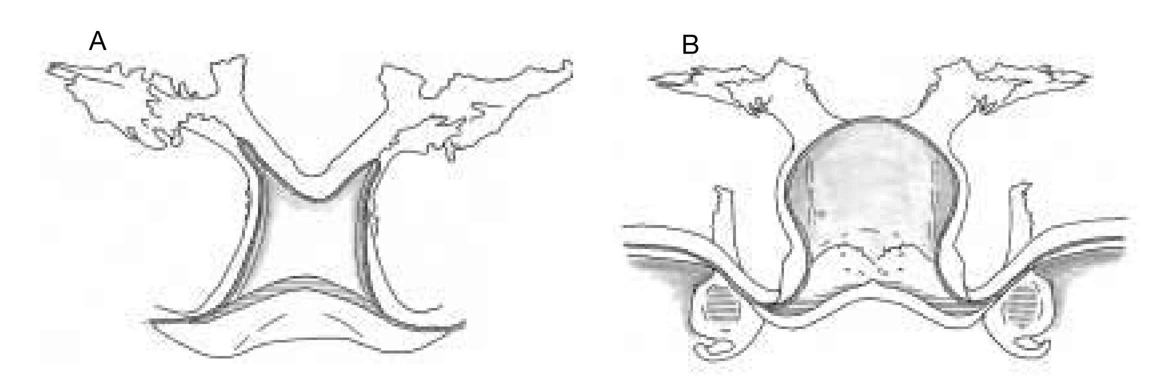


FIG. 24. — Segment de P5 (XIII), intérosternite antérieur en vue antérieure, feuillet XII découpé, **A**, mâle ; **B**, femelle.

montre que le feuillet postérieur prend naissance au bord du sternite antérieur puis revient en arrière de ce phragme ; de telle sorte que la base de l'ampoule prend appui sur le sternite antérieur qu'elle double (Fig. 19I). Une mince zone membraneuse transversale s'étend entre le départ de cette doublure et le rebord antérieur du sternite antérieur. Les téguments de cette doublure intérosternale sont épais, d'apparence spongieuse (Fig. 13B) et ornés de bosses et de tubercules pointus disposés à peu près symétriquement de part et d'autre de l'axe médian. Le feuillet antérieur de l'ampoule est issu du sternite XII, il appartient au segment XII.

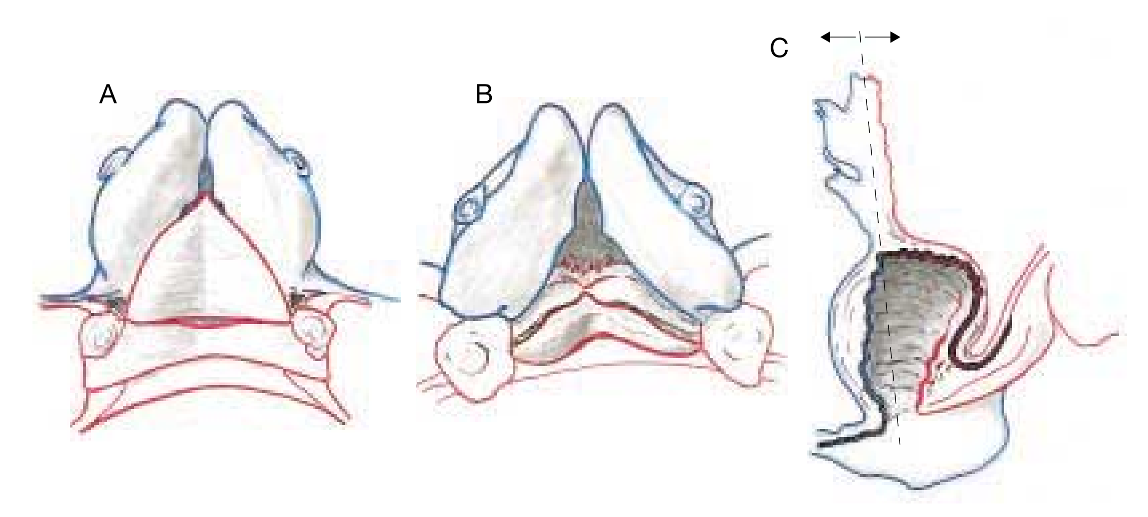


Fig. 25. — Sternites de P5/P4 (XIII/XII) ; **A**, sternites fermés ; **B**, sternites ouverts ; **C**, spermathèque en coupe sagittale. En rouge ; téguments de XIII ; en bleu, téguments de XII.

Cette ampoule intérosternale, qui est donc formée de deux feuillets, est ouverte vers l'extérieur à la limite située entre les sternites XIII et XII selon un dispositif d'imbrication très particulier. Il est donc nécessaire d'étudier la conformation sternale de XII pour compléter celle de l'intérosternite qui sépare ces deux métamères tellement modifiés par leur rôle sexuel. En conséquence, la description de l'ampoule intérosternale femelle dans son ensemble sera reprise dans le cadre de l'étude de XII qui va suivre.

Phragmes pleuraux

La configuration particulière du pleurite de XIII nous ayant amenés à décrire ces phragmes précédemment, nous les mentionnons seulement ici.

Interopleurite

Nous avons vu que le repli intéropleural semble ne pas s'être effectué dans ce métamère comme dans ceux qui le précèdent et que seule une très courte région en tient lieu. L'intéropleurite est représenté par un très court repli triangulaire, perpendiculaire au plan pleural, et son extrémité ne présente aucune denticulation d'accrochage (Figs 13A, B ; 14A, B).

Intrapleurite

Il est réduit à une sorte d'épine bifide (Fig. 14A, B) dont une pointe est dirigée vers le haut et l'autre vers le bas. Il est issu de la rencontre du pleurite proprement dit et du sclérite non replié, qui effectue la liaison entre les deux pleurites apparents.

Liaisons phragmales

En vue apicale, chez le mâle (Fig. 18A) et chez la femelle (Fig. 18B), on voit que les processus aliformes des ampoules intérosternales s'accrochent à ceux des intrapleurites du segment XII. Il n'y a pas de liaison interpleurale.

LE SEGMENT XII : PORTEUR DU 7e THORACOPODE (= P4) (Figs 26-35)

Région sternale

En corrélation avec le rôle du sternite XIII, le sternite XII présente un important dimorphisme sexuel.

Sternite mâle

En vue ventrale, externe, il présente un profond sillon longitudinal qui le creuse en son milieu. (Figs 26A ; 34A).

La séparation transversale entre les deux régions sternales que présentait le sternite XIII est beaucoup moins nette sur le sternite XII, et les propor-

A
i.er.St. XII/XI
pro.al i.er.St. XII/XI
pro.al i.er.Pl. XII/XI
i.er.Pl. XII/XI
ep.ra.St. XII
i.ra.Pl. XII
Pl. XII
cav.arth. P4
i.er.Pl. XIII/XII
pro.al. i.er.St. XIII/XII
Pl. XII
i.ra.St.
cotyle
cotyle St.
i.er.tr. XIII/XII
apophyse St. XII
St. XII

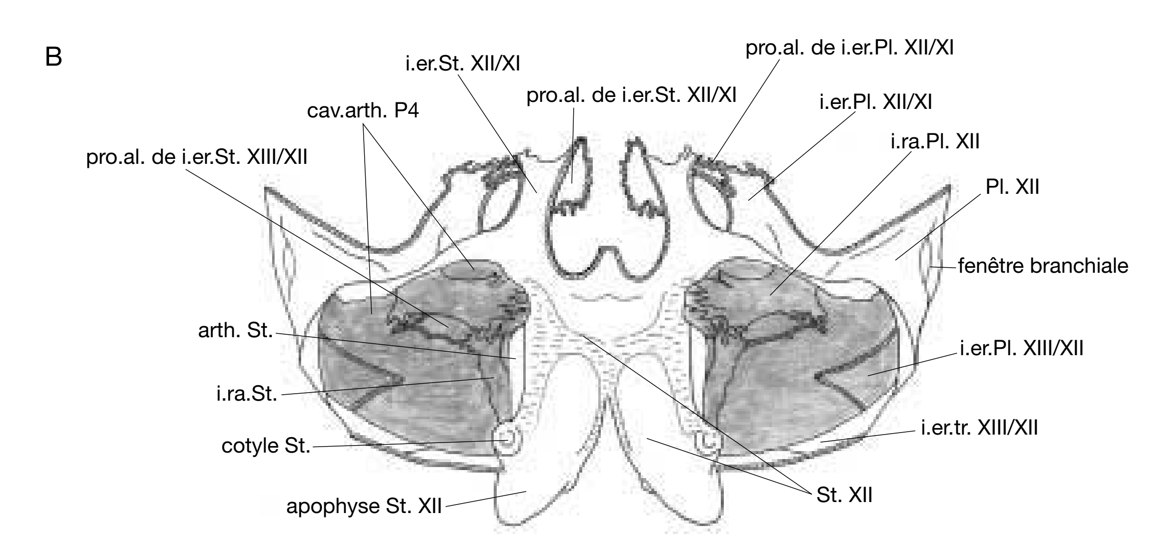
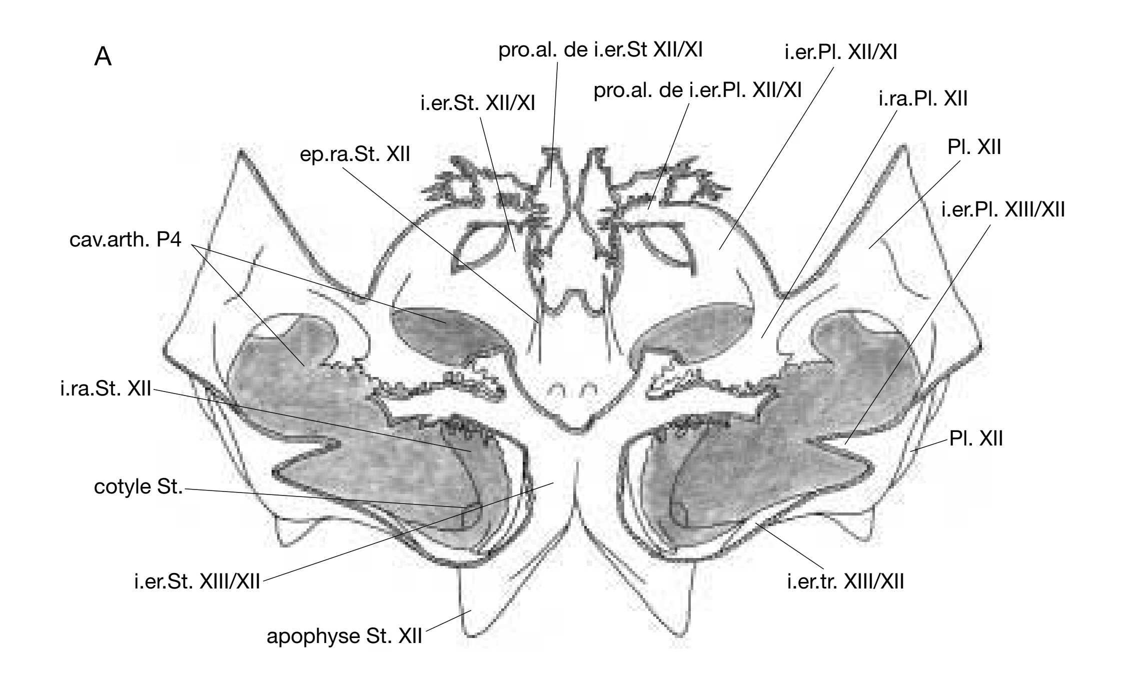


Fig. 26. — Segment de P4 (XII), vue ventrale du segment ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

tions des deux régions sternales sont inversées par rapport à celles du sternite XIII. La région antérieure est courte et étroite, la région antérieure très importante. La plage médiane a pratiquement disparu, comme « avalée » dans le profond sillon longitudinal encadré par deux « versants » latéraux. De part et d'autre de cette vallée subsistent les éléments qui, sur XIII, constituaient les prolongements



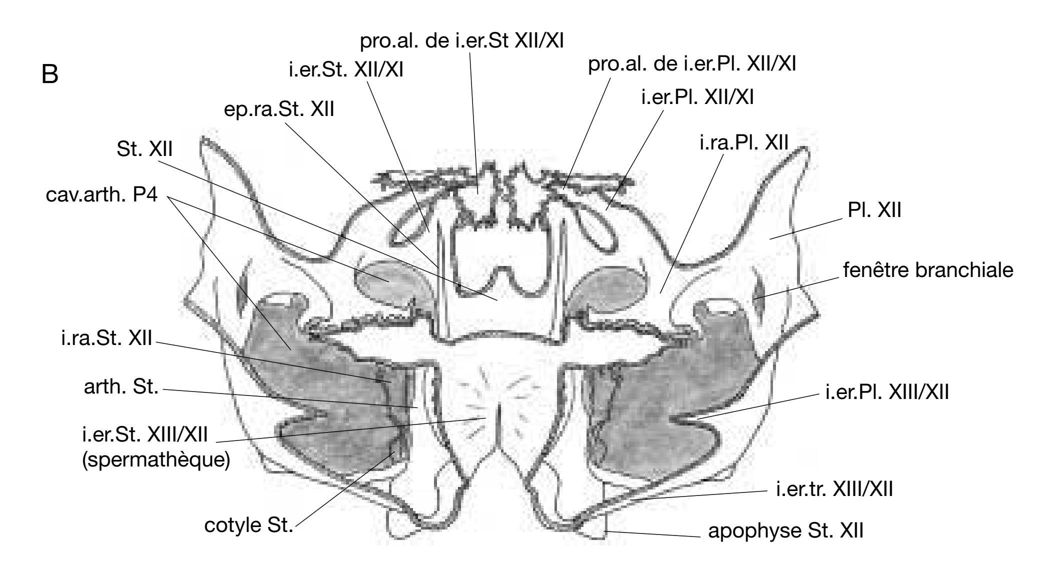
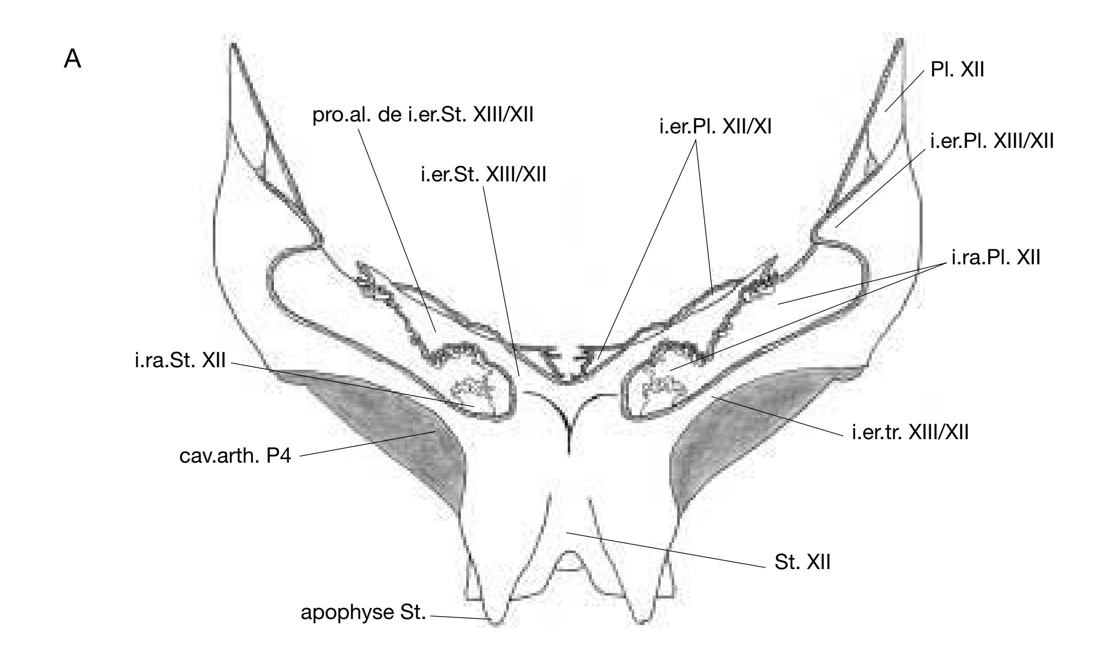


FIG. 27. — Segment de P4 (XII), vue dorsale du segment ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

latéraux en étriers du sternite. Ici, ce terme d'étrier n'est plus justifié car ils ne prolongent pas le sternite latéralement, mais le bordent en longueur et font corps avec lui. De part et d'autre, ils se prolongent par le repli formant l'arthrosternite, constituant un rebord épais et calcifié. Les réceptacles articulaires forment, non plus des hublots, mais des gouttières allongées bornées postérieurement par les cotyles sternaux, plus protubérants et plus marqués que sur XIII.



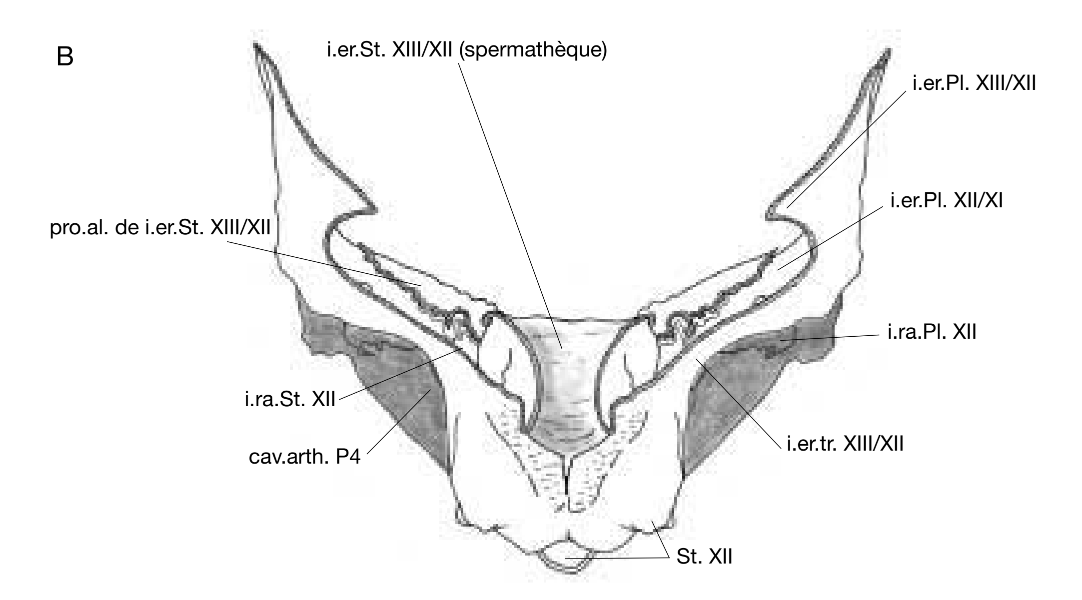
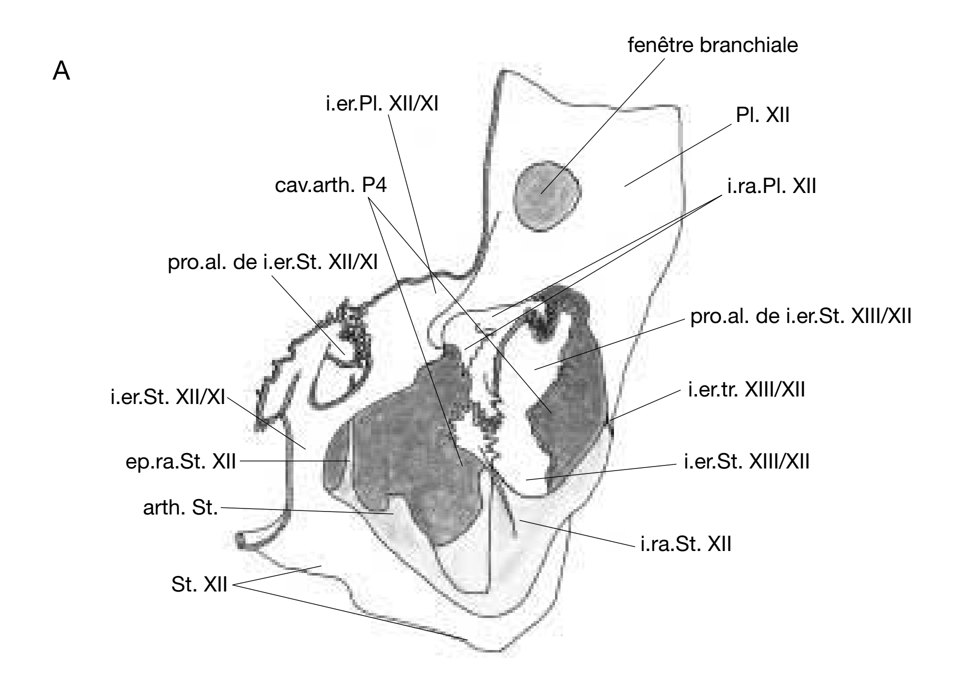


FIG. 28. — Segment de P4 (XII), vue postéro-antérieure du segment ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

Le sternite postérieur est constitué par deux crêtes élevées convergeant vers l'avant. Ces deux crêtes, plus écartées postérieurement qu'antérieurement et crénelées, sont extrêmement saillantes par rapport à l'ensemble du niveau sternal ventral thoracique. Les deux importantes saillies s'arrondissent postérieurement pour rejoindre le niveau intertrabéculaire. Creuses, elles constituent une sorte de double « sabot » au relief accentué (Fig. 27A).



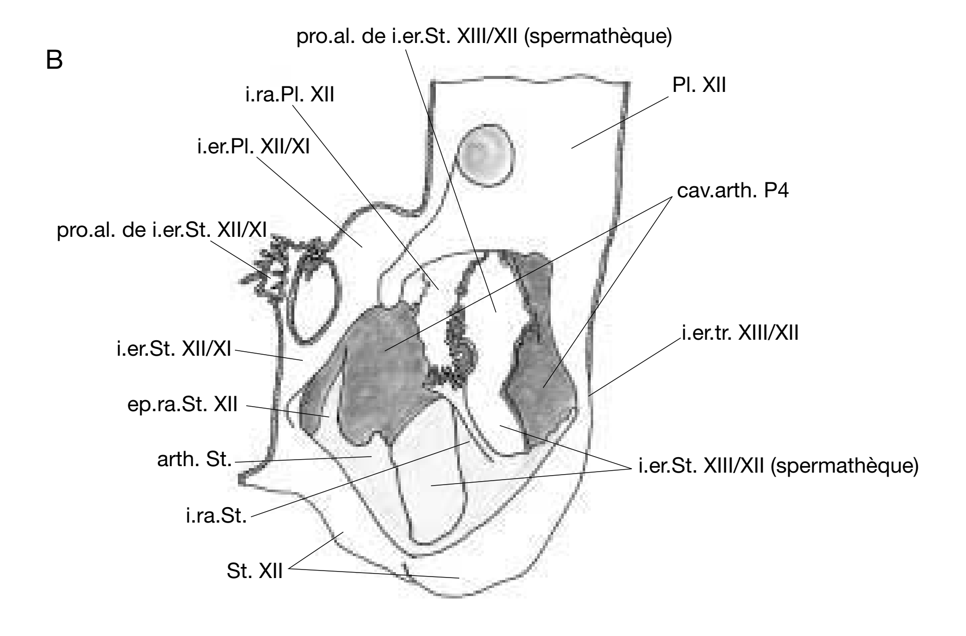


FIG. 29. — Segment de P4 (XII), coupe sagittale, vue externe **A**, mâle ; **B**, femelle.

Sur un animal complet, on observe que les extrémités des premiers pléopodes mâles viennent s'insérer entre ces « sabots » comme dans un étui.

Sternite femelle (Figs 26B ; 34B)

Sa principale différence avec le sternite du mâle tient au fait que les deux parties latérales qui le

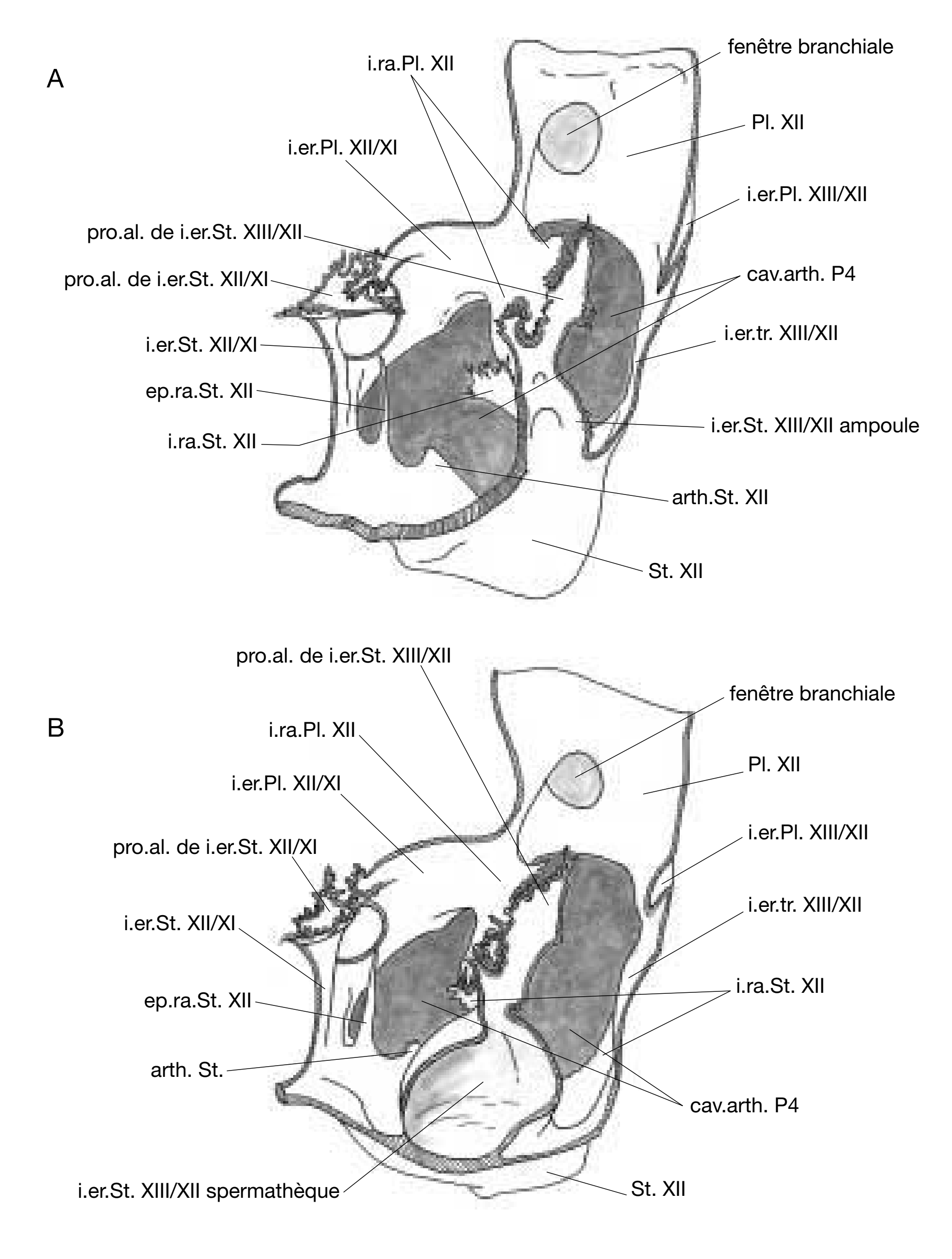


FIG. 30. — Segment de P4 (XII), coupe sagittale, vue interne **A**, mâle ; **B**, femelle.

constituent ne sont pas soudées entre elles, mais postérieurement disjointes afin de participer à la formation et à l'ouverture de la spermathèque (Fig. 25). Ce qui est un sillon chez le mâle est une zone membraneuse articulaire chez la femelle dans la région antérieure. Un vide s'observe dans la région postérieure. Les deux moitiés du sternite sont beaucoup moins saillantes que chez le mâle. Leurs crêtes longitudinales s'écartent beaucoup plus l'une de

l'autre postérieurement. Cet écartement postérieur des deux sabots délimite entre eux un vide (Figs 19H ; 25B) qui, chez l'animal complet, est masqué par la partie antérieure triangulaire du sternite XIII (Fig. 19G). Les deux moitiés du sternite XII sont légèrement mobiles en raison de la zone membraneuse qui les borde antérieurement et qui les relie entre elles. En s'écartant l'une de l'autre postérieurement, elles ouvrent l'accès à l'ampoule intérosternale, ou spermathèque, qu'elles soutiennent (Figs 25C ; 19H).

PLEURITE (FIG. 35A)

Observé sur sa face externe (Fig. 34C), il s'inscrit dans un rectangle plus haut que large. Il porte une importante fenêtre d'insertion de la pleurobranchie (Figs 29 ; 30).
Antérieurement, la base du pleurite borde la cavité arthrodiale sur laquelle se trouve placé le cotyle articulaire de l'appendice. Ce cotyle pleural est très décalé vers l'avant et très réduit par rapport à la position et à la surface articulaire qu'il présente sur le segment XIII.

PHRAGMES ET TRABÉCULES

L'intertrabécule XIII/XII, que nous avons étudiée avec le segment XIII, est encore individualisée, nous l'avons vu, telle une barre de séparation entre les cavités arthrodiales. Mais par la suite, c'est-à-dire dans les segments antérieurs, les cavités arthrodiales seront séparées par des cloisons résultant de la jonction entre la base des intérosternites et des intéropleurites. Et cela s'effectue dès la limite antérieure de la cavité arthrodiale de XII. Donc, l'intertrabécule postérieure de XII, c'est-à-dire l'intertrabécule XIII/XII, sera la dernière que nous pourrons observer *isolément* dans le thorax (Fig. 31). Après cela, nous devrons étudier chaque cloison interarthrodiale dans son ensemble, les intertrabécules en étant parties constituantes mais n'étant plus individualisées. Cet ensemble constitue ce que nous nommerons les « *intercloisons* ».
Les jonctions phragmales, qui n'existaient pas sur le segment XIII, s'effectuent partiellement à partir du segment XII.

Intercloison postérieure

Intérosternite. Le dimorphisme sexuel de cet intérosternite, que nous avons souligné en étudiant son feuillet postérieur, se répercute évidemment sur le feuillet antérieur de la face XII, mais différemment chez le mâle et chez la femelle.
Intérosternite mâle (Fig. 27A) : le corps central de l'intérosternite XIII/XII est étroit et creusé d'un sillon.
Intérosternite femelle (Fig. 27B) : l'ampoule intérosternale est globuleuse. Sa face antérieure est régulièrement arrondie, dépourvue des carènes qui marquent, longitudinalement, la face postérieure (Fig. 19D). Elle est encadrée, à sa base, latéralement, par les entonnoirs intertrabéculaires sternaux, puis, par les intrasternites, et enfin, en avant, par les arthrosternites (Fig. 19E, I).

Intrasternite (Fig. 26)

Que ce soit chez le mâle ou chez la femelle, l'intrasternite a pris un développement considérable par rapport à son importance sur XIII. Il s'agit ici d'un phragme épais, et bien calcifié, aplati en lame, dont l'axe n'est pas transversal par rapport à celui du corps, mais oblique ou subparallèle. On ne peut, ici, parler de feuillet antérieur ou postérieur du phragme, mais de face interne ou externe, l'une et l'autre affectant cependant une orientation postérieure et antérieure après torsion. Sa base est très large le long du bord du sabot sternal ; il devient plus étroit dans sa région moyenne dans laquelle il subit une torsion de 90°, puis il s'étale dans sa région supérieure déchiquetée.
Celui de la femelle a une base encore plus prolongée que celle du mâle et les deux intrasternites encadrent la spermathèque.

Intéropleurite XIII/XII

Une vue postérieure du segment (Figs 31 ; 33A) (après ablation du feuillet XIII) nous montre le décrochement que forme le bord interne de l'endopleurite XIII/XII en direction de l'axe médian. Ce décrochement en forme d'éperon, ou lame triangulaire, se dirige, sans l'atteindre, vers l'extrémité du processus aliforme, au dessus de l'intertrabécule. Ce phragme étant très réduit, il n'est joint à aucun autre phragme.

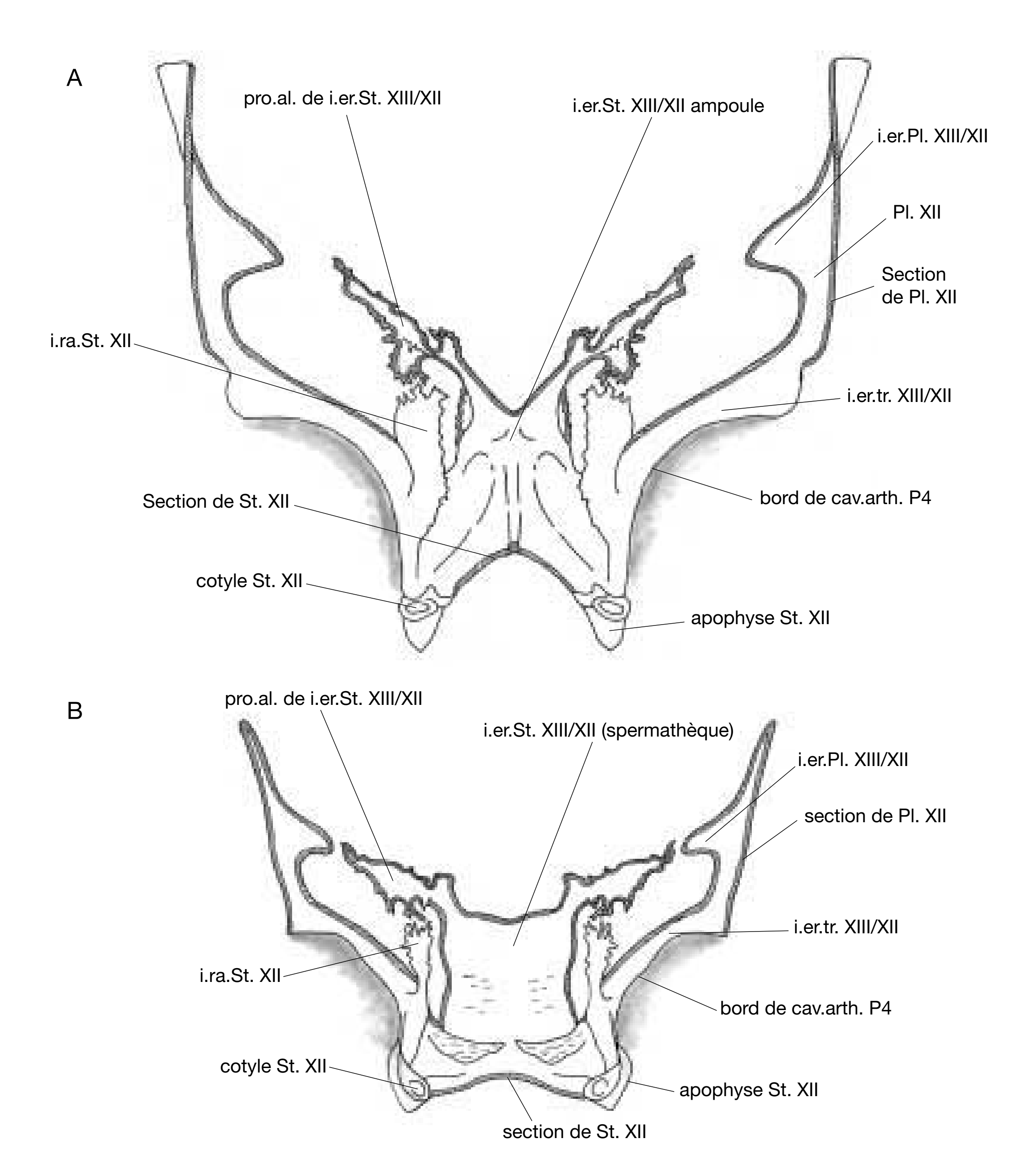
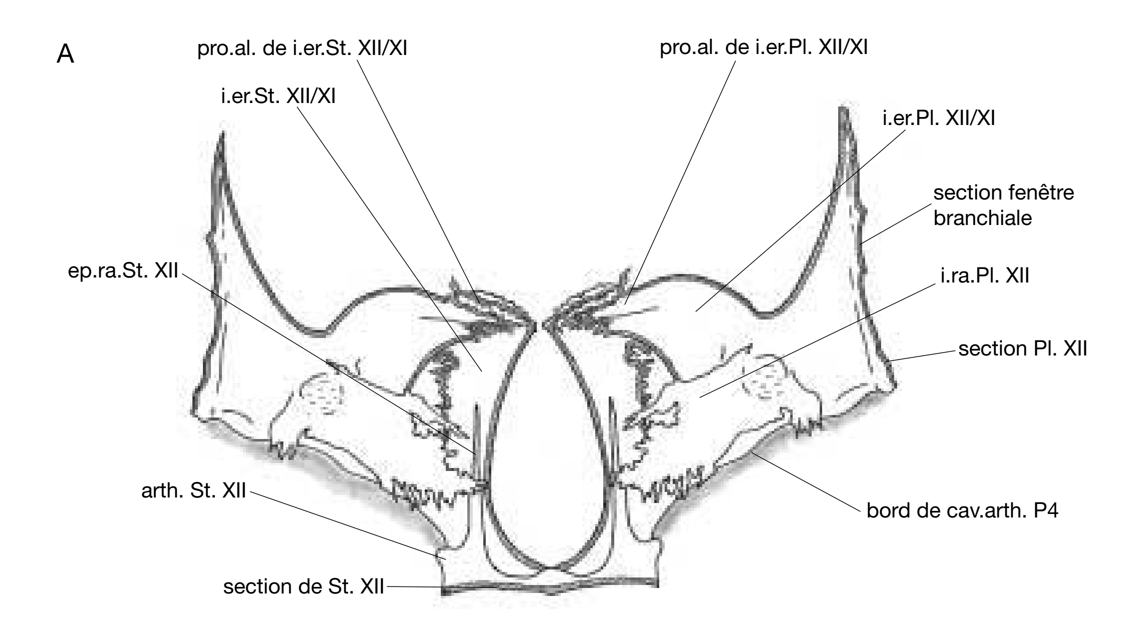


FIG. 31. — Segment de P4 (XII), cloison postérieure, vue antérieure ; **A**, mâle ; **B**, femelle.

Arthrosternite
Il ne présente aucun dimorphisme sexuel. Il a la forme d'une plage calcifiée oblongue qui longe la cavité arthrodiale en formant un rebord très épais et très calcifié (Fig. 34A).

Épine intrasternale
À l'inverse de l'intrasternite, elle est considérablement réduite par rapport à son développement sur le segment XIII. À sa base, c'est une lame qui prolonge l'arthrosternite dans le même



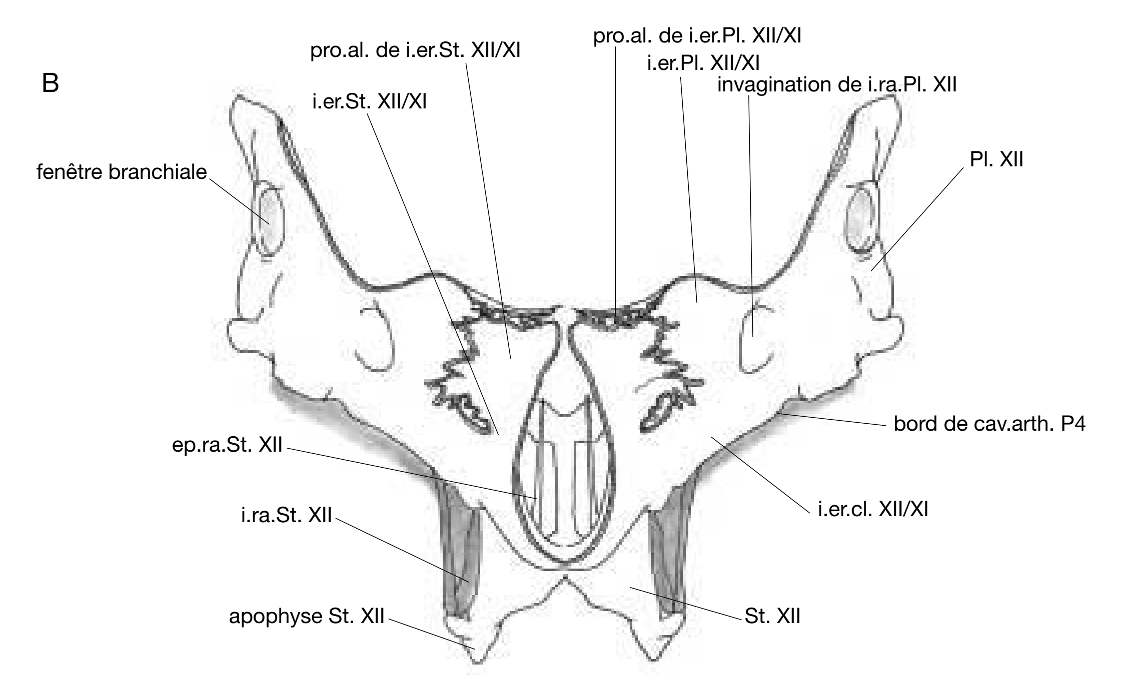


FIG. 32. — Segment de P4 (XII), cloison antérieure ; **A**, vue postérieure ; **B**, vue antérieure.

axe que lui et que l'intrasternite à sa base. Elle est insérée sur le bord du sternite qu'elle prolonge à l'intérieur du corps. Cette lame s'affine en se dirigeant vers la région tergale et forme une aiguille pointue qui s'élève verticalement (Fig. 32).

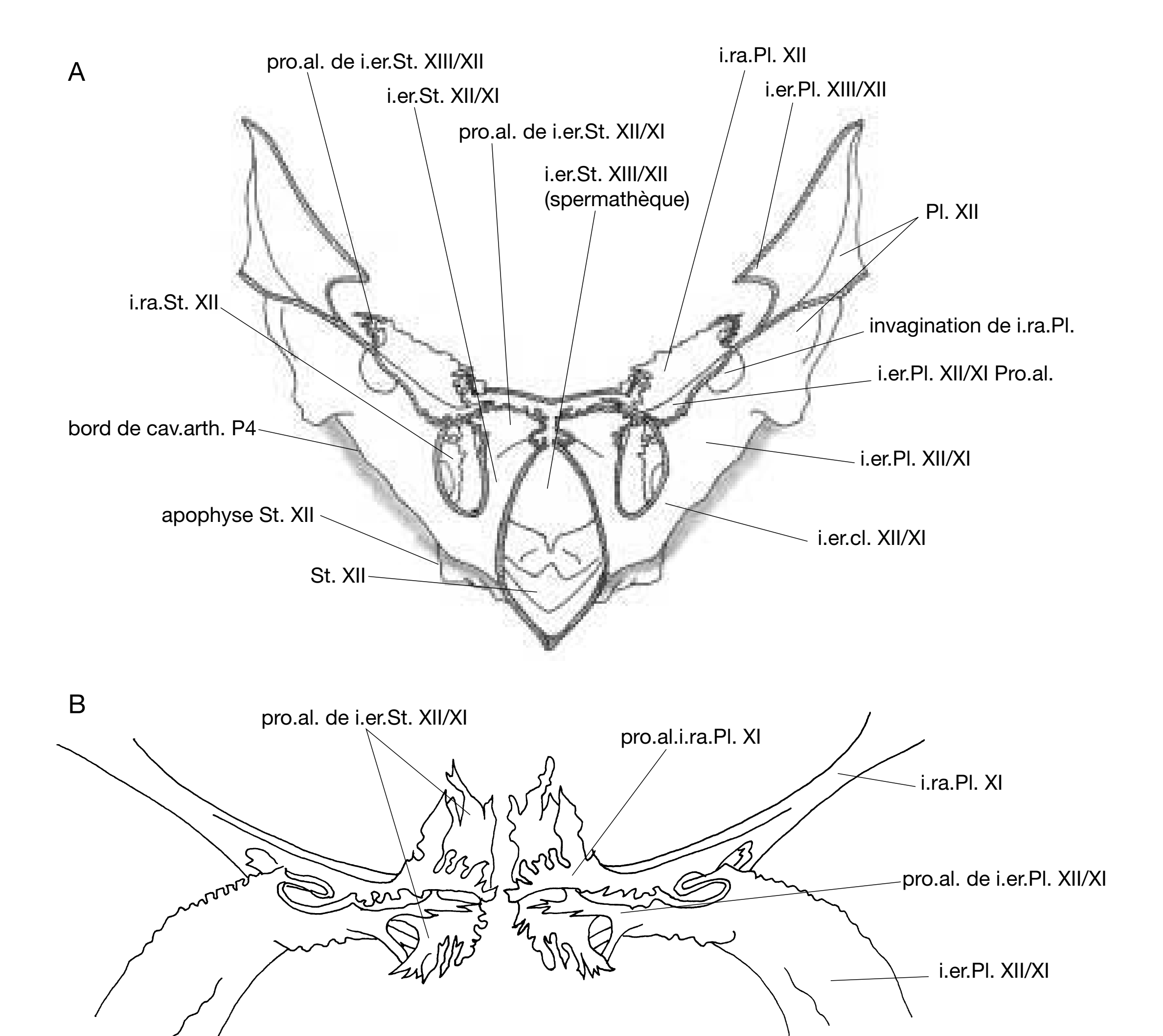


FIG. 33. — Segment de P4 (XII) ♀ ; **A**, vue antéro-postérieure du segment isolé ; **B**, vue apicale.

Intercloison antérieure

Phragmes et trabécules intersegmentaires antérieurs de XII constituent, ensemble, cette cloison. Il n'est plus possible de les étudier séparément. Nous connaissons les constituants de cette cloison grace au segment XIII où ils étaient isolés les uns des autres, mais ici, nous ne pouvons plus les délimiter avec précision. Nous pourrons seulement préciser si nous sommes dans la zone interpleurale, intertrabéculaire, ou intersternale de cette cloison.

Remarque : Nous avons vu les particularités du segment XIII qui se répercutent sur l'intercloison qui le sépare de XII. Résumons les : isolement des phragmes et transformation, due à son rôle génital, de l'intérosternite XIII/XII en une ampoule intérosternale. Antérieurement à cette intercloison, XIII/XII, les autres intercloisons des thoracomères antérieurs seront toutes sur un même modèle (bien qu'avec des variations de dimensions) que cette intercloison XII/XI. Aussi la décrirons nous en détail.

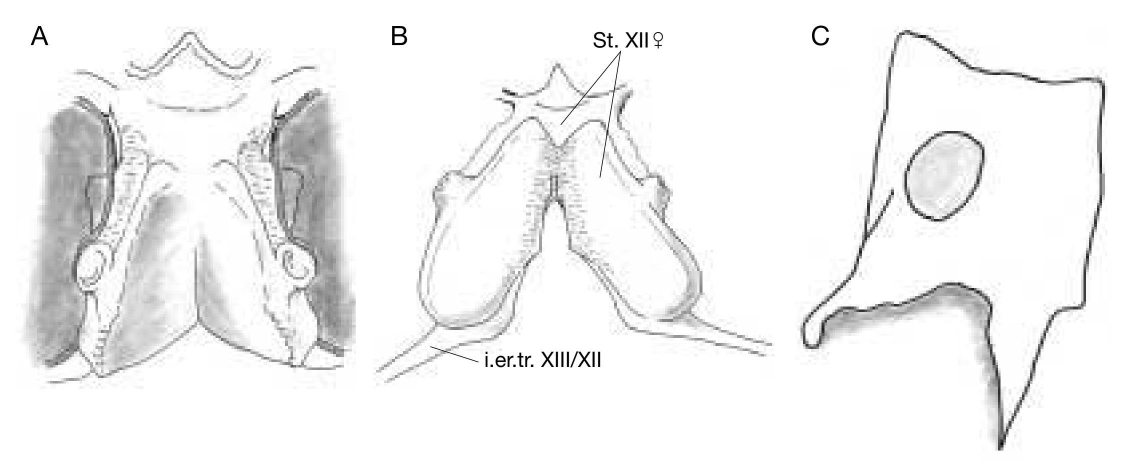


FIG. 34. — Segment de P4 (XII), sternite ; **A**, mâle ; **B**, femelle. ; **C**, pleurite.

L'intercloison XII/XI est constituée de cinq zones phragmales de part et d'autre de l'axe médian :
1) l'intéropleurite dont le feuillet postérieur appartient au segment XII, le feuillet antérieur appartenant au segment XI ;
2) l'intrapleurite dont les deux feuillets sont issus du feuillet postérieur de l'intéropleurite et qui appartiennent donc tous les deux au segment XII ;
3) l'intérosternite dont le feuillet postérieur appartient au segment XII et le feuillet antérieur au segment XI ;
4) l'intrasternite, issu du feuillet antérieur de l'intérosternite et qui appartient au segment XI ;
5) l'intertrabécule, dont le feuillet postérieur appartient au segment XII et le feuillet antérieur au segment XI.

L'extrémité de chacun de ces phragmes est denticulée et ces denticulations s'interpénètrent les unes les autres pour établir des liaisons qui assurent la solidité du squelette. La liaison transversale se fait entre les phragmes intersegmentaires (intérosternites et intéropleurites) et la jonction s'effectue sur l'axe médian du corps. La liaison longitudinale se fait entre les phragmes intrasegmentaires (intrasternites et intrapleurites) et s'effectue plus latéralement et plus profondément dans le corps des segments (Fig. 26).

Observée en vue apicale (Fig. 33B), l'interpénétration des denticulations imbriquées rend difficile l'identification des différents phragmes auxquelles elles appartiennent, si on ne les détache pas les unes des autres.

Le plan schématique de cette disposition phragmale est immuable dans le thorax, depuis le segment XII porteur de la quatrième patte locomotrice jusqu'au segment IX, porteur du chélipède.

Ce qui va varier, c'est uniquement la taille de ces phragmes les uns par rapport aux autres et leur axe par rapport à l'axe du corps.

LE SEGMENT XI : PORTEUR DU 6e THORACOPODE (= P3) (Figs 36-43)

STERNITE (Fig. 41)

Il n'y a plus lieu ici de décrire séparément le sternite mâle et le sternite femelle, bien que quelques caractères puissent être plus accentués chez le mâle que chez la femelle, mais leurs morphologies sont identiques (Fig. 42).

Les proportions du sternite XI sont à peu près les mêmes que celles de XII, mais un peu plus accentuées en longueur par rapport à la largeur (Fig. 36A).

Ses deux lobes postérieurs, qui forment les sabots sur XII, sont beaucoup moins saillants et ils ne sont pas traversés par les prolongements des crêtes qui limitent longitudinalement les

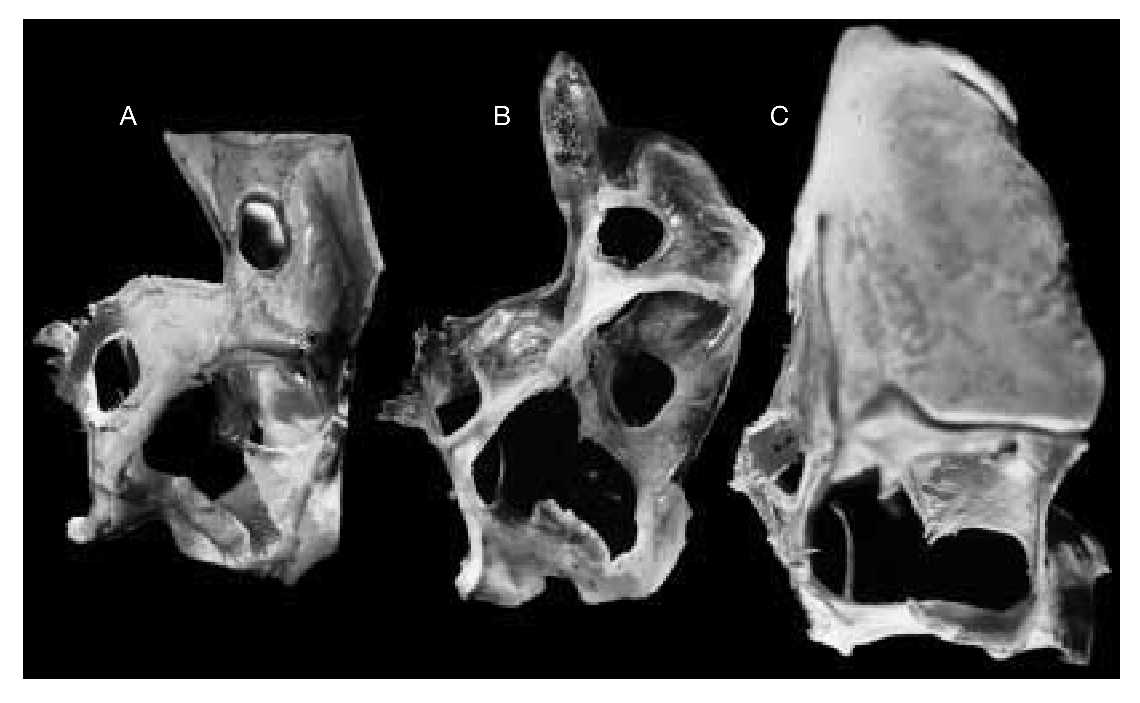


FIG. 35. — Coupe sagittale, vue externe **A**, du segment XII ; **B**, du segment XI ; **C**, du segment IX.

réceptacles articulaires du côté médian. Ces derniers ne se distinguent plus par une moindre épaisseur tégumentaire. Leur calcification est accentuée. Le cotyle sternal est très proéminent et creusé en son centre, en forme de petite cuvette. L'arthrosternite est bien calcifié également.

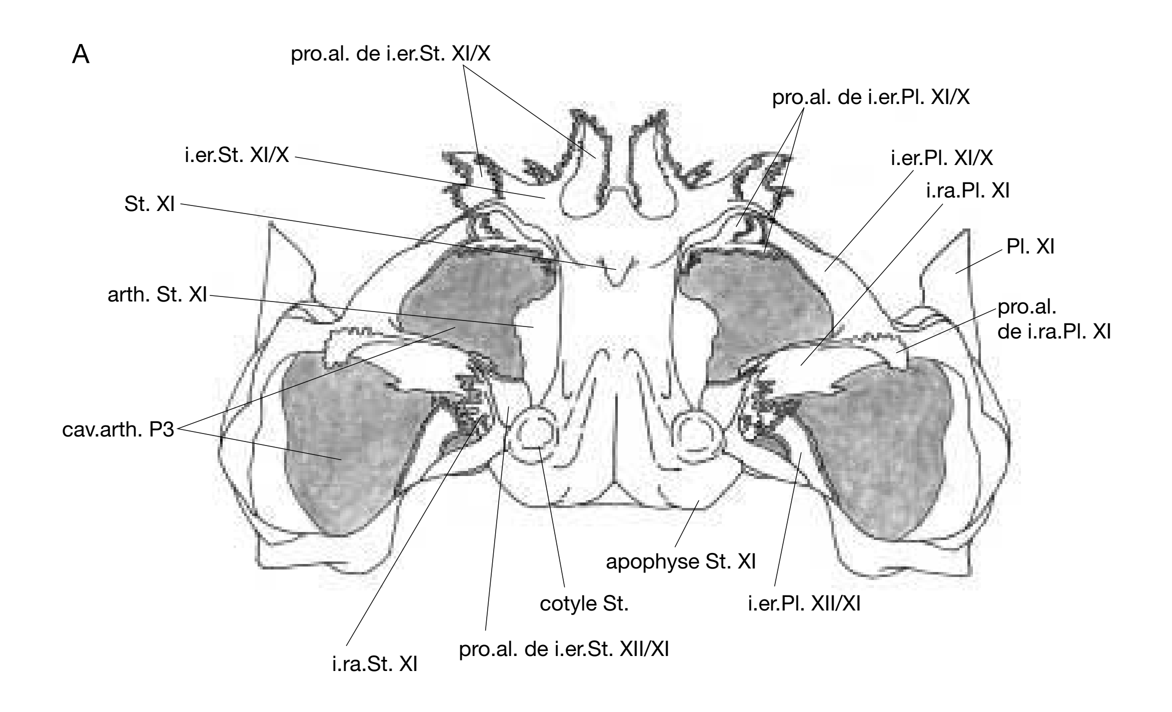
Le sillon médian longitudinal qui divise la région postérieure du sternite, en vue ventrale (externe), se présente, quand on l'observe en vue interne dorsale (Fig. 36B) sous la forme d'un fort bourrelet qui sépare les cavités postérieures des sabots, beaucoup moins profondes que sur XII.

La région antérieure du sternite, triangulaire vers l'avant, est ornée d'une protubérance postérieure médiane, en V, dont les deux branches s'estompent vers la base de l'intertrabécule antérieure. Au point de départ de celle-ci, du côté arthrodial, un léger sillon s'amorce en direction des branches du V et s'estompe très vite.

En vue latérale (Fig. 38) on voit que la différence essentielle avec XII est l'allongement de la base de l'implantation de l'intrasternite. Chez XII, cette implantation ne dépassait pas, en hauteur, la protubérance du sabot. Chez XI, elle monte beaucoup plus haut. En fait, elle égale presque la base de l'épine intrasternale.

PLEURITE (Figs 35B ; 41C)

La délimitation supérieure de la muraille pleurale de XI avec le tissu membraneux épiméral présente deux niveaux différents dont le plus postérieur est le moins élevé. C'est une courbe qui délimite un large espace ogival, selon le contour habituel pleural des segments thoraciques. En arrière, le pleurite est assez protubérant et ses téguments sont plus calcifiés. La limite antérieure décrit une pointe très élevée. Juste en dessous de l'espace compris entre la courbe ogivale et la pointe se trouve l'orifice d'insertion de la pleurobranchie qui est importante proportionnellement à la taille du pleurite (Fig. 38). Dans sa région inférieure, le pleurite se prolonge loin vers l'avant et s'achève par le cotyle pleural.



B

pro.al. de i.er.St. XI/X
pro.al. de i.er.Pl. XI/X
i.er.Pl. XI/X
i.er.St. XI/X
pro.al. de i.ra.Pl. XI
ep.ra.St. XI
Pl. XI
St. XI
i.ra.Pl. XI
pro.al. de i.er.St. XII/XI
Pl. XI
i.er.Pl. XII/XI
cav.arth. P3
St. XI
apophyse St. XI
i.er.St. XII/XI
pro.al. de i.er.St. XII/XI

FIG. 36. — Segment de P3 (XI), le segment ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale.

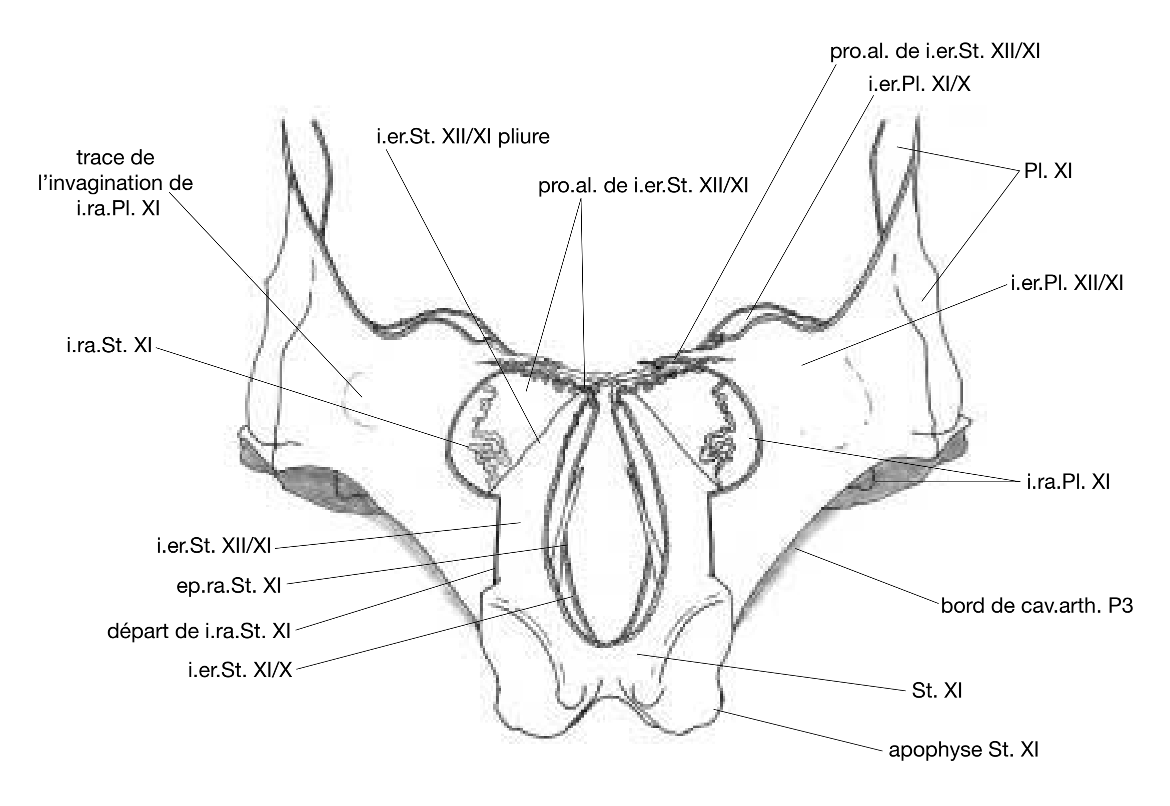


FIG. 37. — Segment de P3 (XI), vue postéro-antérieure partielle de la cloison postérieure, feuillet XII découpé, laissant voir le départ de l'intrasternite XI.

INTERCLOISON XII/XI

(OU INTERCLOISON POSTÉRIEURE DE XI)

Vue postérieure (Fig. 37) (après ablation du feuillet XII)

Pour faciliter le langage descriptif, nous décrirons chaque cloison par moitié, l'autre moitié de la cloison étant nécessairement symétrique par rapport à l'axe médian.

Intéropleurite

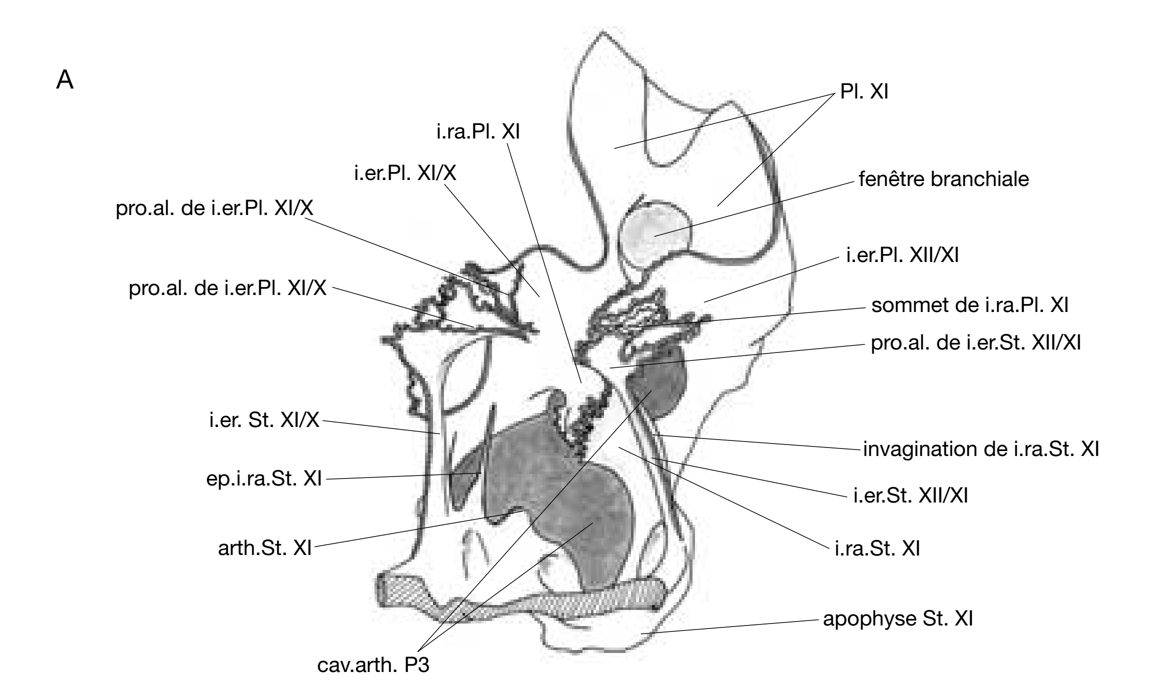
Son feuillet XI est fortement incurvé au niveau où son feuillet XII a émis son intrapleurite. Son bord supérieur s'achève en un plateau horizontal denticulé, sur l'axe médian du corps.

Feuillet XI au niveau intertrabéculaire

Il s'achève, en direction de l'axe médian, au niveau d'une faille verticale qui n'est visible qu'après ablation du feuillet XII et qui descend jusqu'au sabot sternal. Cette faille est le départ de l'invagination de l'intrasternite dont la base, nous le voyons en observation latérale (Fig. 38A), se prolonge très loin en arrière et en hauteur. Elle longe la partie supérieure du sabot et se poursuit le long du pilier de l'intérosternite. Sur la face postérieure de XI (Fig. 37) nous n'observons donc que la ligne le long de laquelle se fait l'invagination de l'intrasternite, ligne qui fait une démarcation entre la zone trabéculaire et le pilier de l'intérosternite.

Lorsque les feuillets XI et XII sont accolés, cette crevasse verticale est masquée par le feuillet XII. Le pilier intérosternal est très calcifié sur son bord médian. Par contre, son processus aliforme est souple et transparent lorsqu'il est dédoublé du processus aliforme du feuillet XII.

Sur l'axe médian supérieur, les processus aliformes de l'intérosternite et de l'intrasternite sont



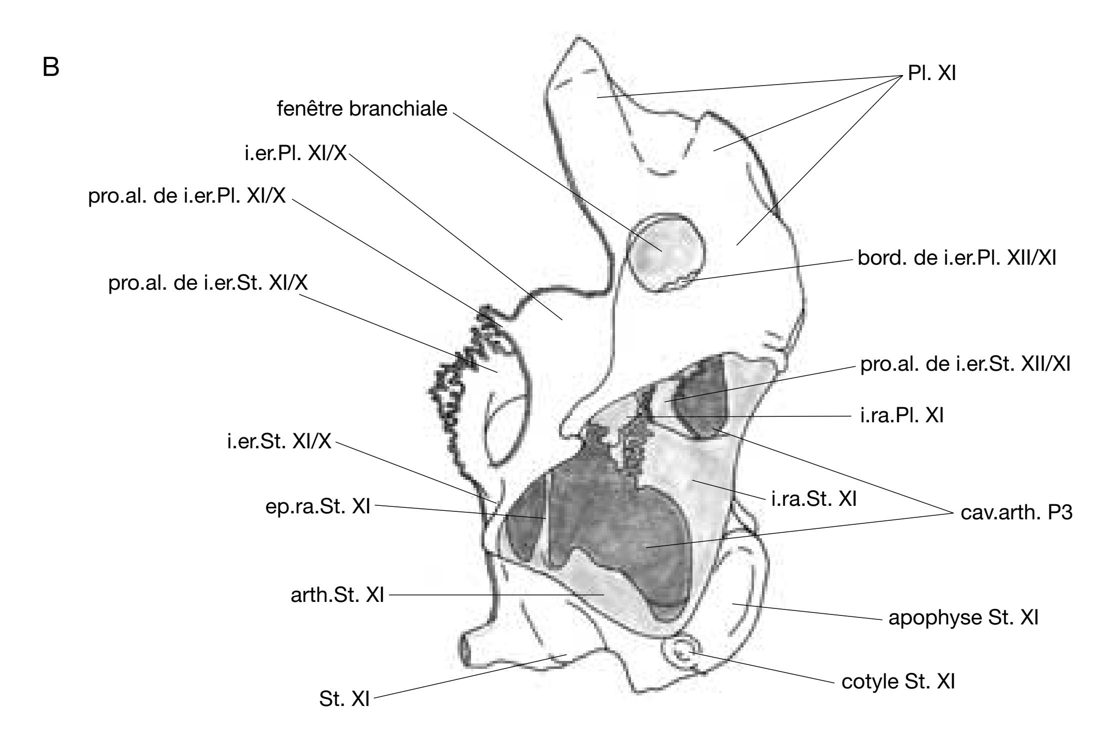


FIG. 38. — Segment de P3 (XI), coupe sagittale ; **A**, vue externe ; **B**, vue interne.

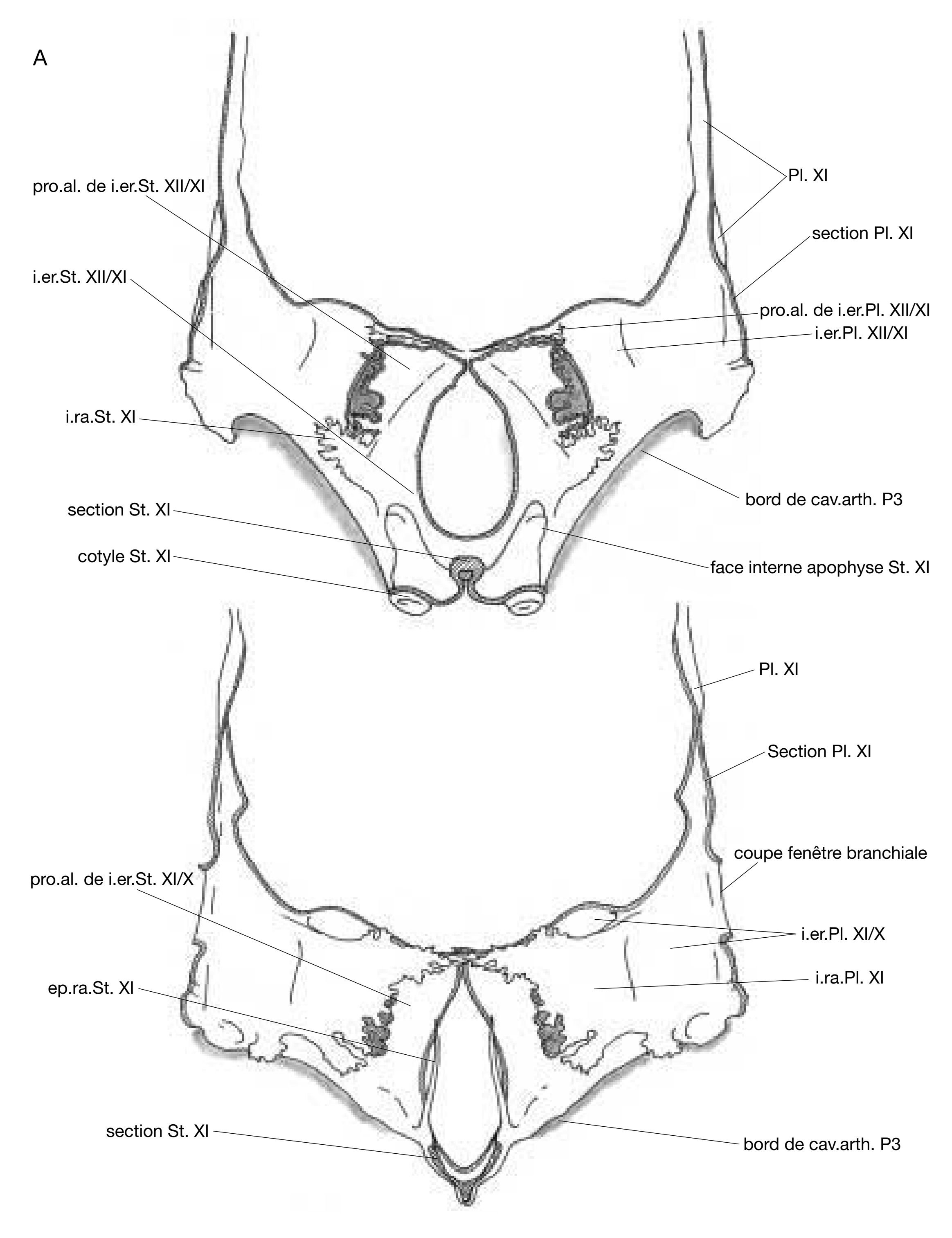


FIG. 39. — Segment de P3 (XI) ; **A**, cloison postérieure, vue antérieure ; **B**, cloison antérieure, vue postérieure.

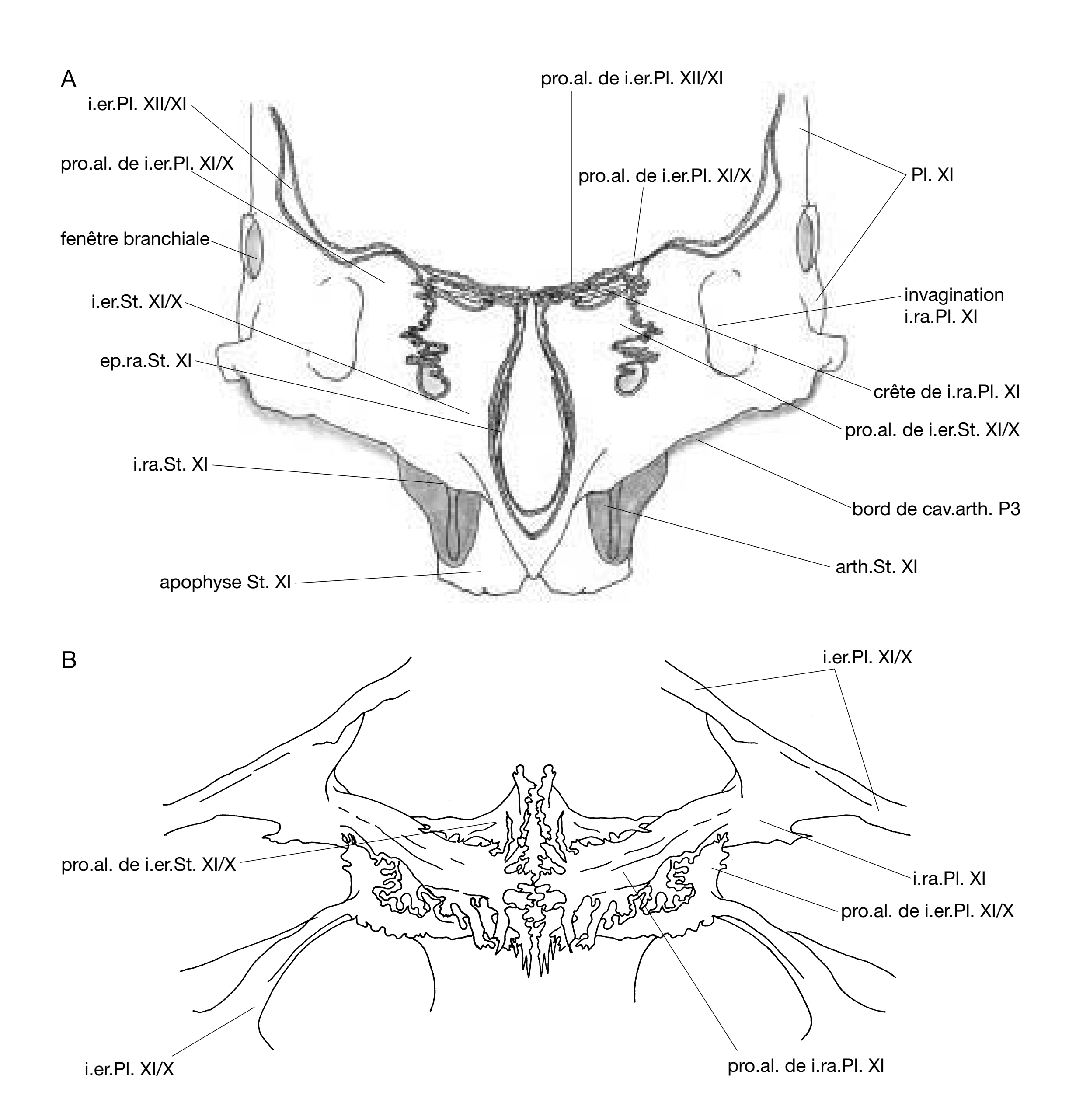


Fig. 40. — Segment de P3 (XI) ; **A**, vue antéro-postérieure du segment ; **B**, vue apicale (XI/X).

jointifs au dessus de l'échancrure médiane ovalaire délimitée par les piliers intérosternaux (quand l'imbrication n'est pas détruite).

Vue antérieure (Fig. 39A)
La face antérieure, c'est-à-dire à l'intérieur du segment XI, de la cloison n'est observable, nécessairement, qu'après avoir sectionné transversalement ce segment, au milieu de ses pleurites et de son sternite. Les jonctions intrasegmentaires se trouvent donc défaites et on a ainsi une vue isolée et complète de la face antérieure de la cloison postérieure (comme une vue de la face postérieure de la cloison antérieure que nous verrons par la suite).

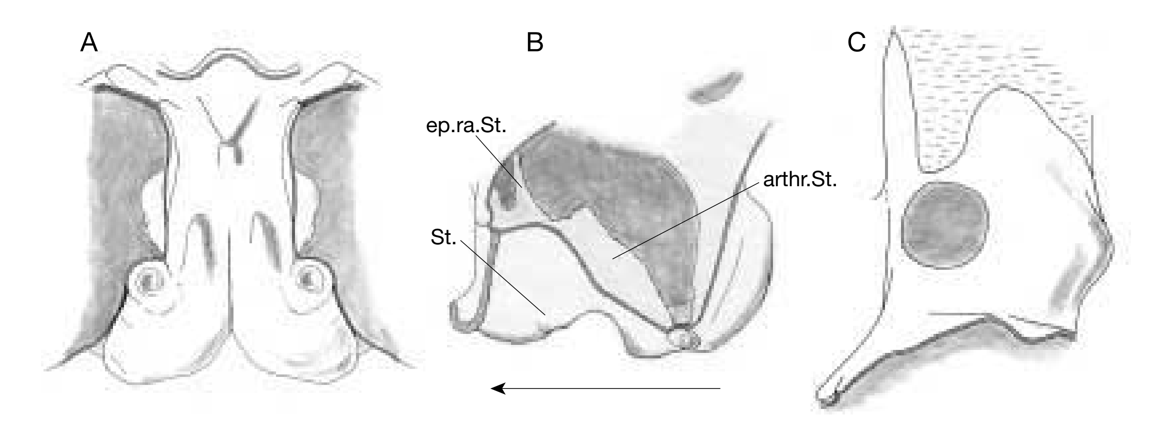


FIG. 41. — Segment de P3 (XI), sternite ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue latérale ; **C**, pleurite vue externe.

Sa principale différence avec celle du segment précédent est l'importance de l'échancrure médiane qui sépare les deux piliers intérosternaux. Mais, par rapport à la face postérieure, l'élément différent est la grande taille de l'intrasternite XI et de son invagination aliforme à côté du pilier intérosternal. Ce deuxième processus aliforme se situe au dessous du premier (celui de l'intérosternite). Cette discontinuité n'est pas apparente tant que XII et XI sont accolés (leurs feuillets) car le processus aliforme du feuillet XII, en s'accolant à celui du feuillet XI, rejoint les bords du processus aliforme de l'intrasternite qui se trouve « noyé » dans cette soudure, d'où l'apparence d'une seule grande aile déchiquetée.

Cette aile forme, dans sa région supérieure, c'est-à-dire là où seuls sont en contact (sur le dessin Fig. 43A) les deux feuillets, une sorte de plateau triangulaire subhorizontal et l'on voit, lorsque l'on décolle les deux feuillets, que c'est le feuillet XII qui forme la partie supérieure du plateau ; les deux feuillets ne sont pas en contact sur toute leur surface. Il existe une pliure oblique, dans le feuillet XI, que l'on peut voir à fort grossissement lorsque XII est enlevé. C'est au niveau de cette pliure que cesse, du côté médian, la parfaite adhérence entre les deux feuillets.

En vue antérieure (Fig. 39A), l'invagination phragmale de l'intrasternite détermine un bourrelet subvertical qui forme un pilier dans sa partie inférieure le long du côté externe du sabot, puis une lame orientée vers l'intéropleurite, subparallèle à lui et qui se termine dans sa région supérieure par le processus aliforme. Celui-ci constitue un second lobe déchiqueté de l'intérosternite avec lequel il fait corps, mais dont il ne fait pas partie.

En vue cavalière submédiane, les deux feuillets sont encore accolés ; l'aspect du pilier intérosternal se voit mieux, et les replis du feuillet XII se voient en transparence (Fig. 43C).

En vue cavalière inféro-latérale, après section de l'intéropleurite au niveau de la zone intertrabéculaire (Fig. 43B), tous les feuillets étant complets, on voit l'aspect du processus aliforme composite complet. En écartant artificiellement les deux feuillets intertrabéculaires l'un de l'autre, on aperçoit le départ de l'invagination intrasternale derrière le sabot.

Arthrosternite

Ce phragme intrasternal puissant, allongé au bord de la cavité arthrodiale dont il est un repli sans jonction tégumentaire avec d'autres phragmes, est en tout point semblable à celui de XII (Fig. 38A, B).

Épine intrasternale

Ce petit pilier pointu, isolé, qui prolonge, à l'intérieur du corps, le bord de la zone antérieure du sternite est, lui aussi, semblable à celui de XII.

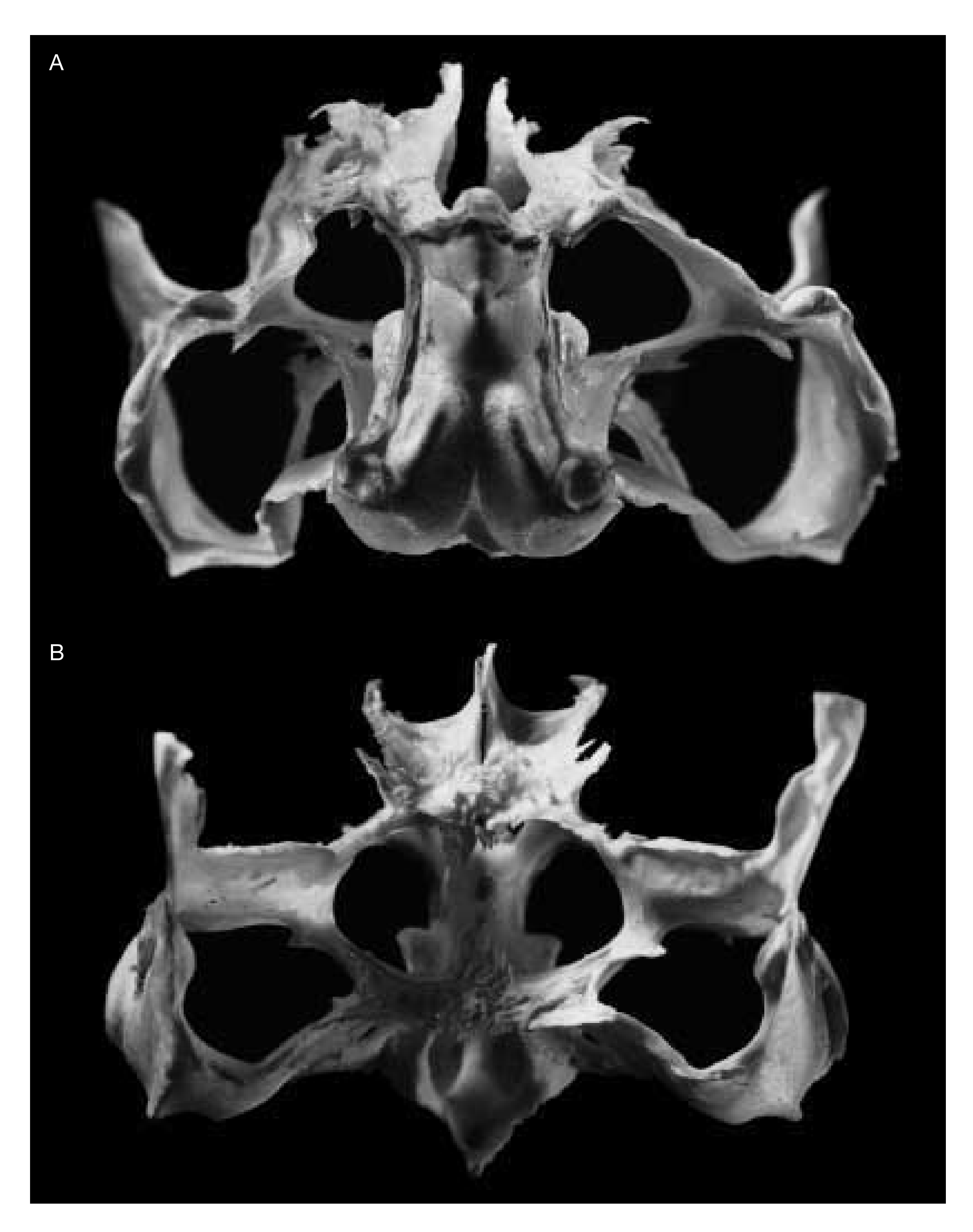


FIG. 42. — Segment de P3 (XI) ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale.

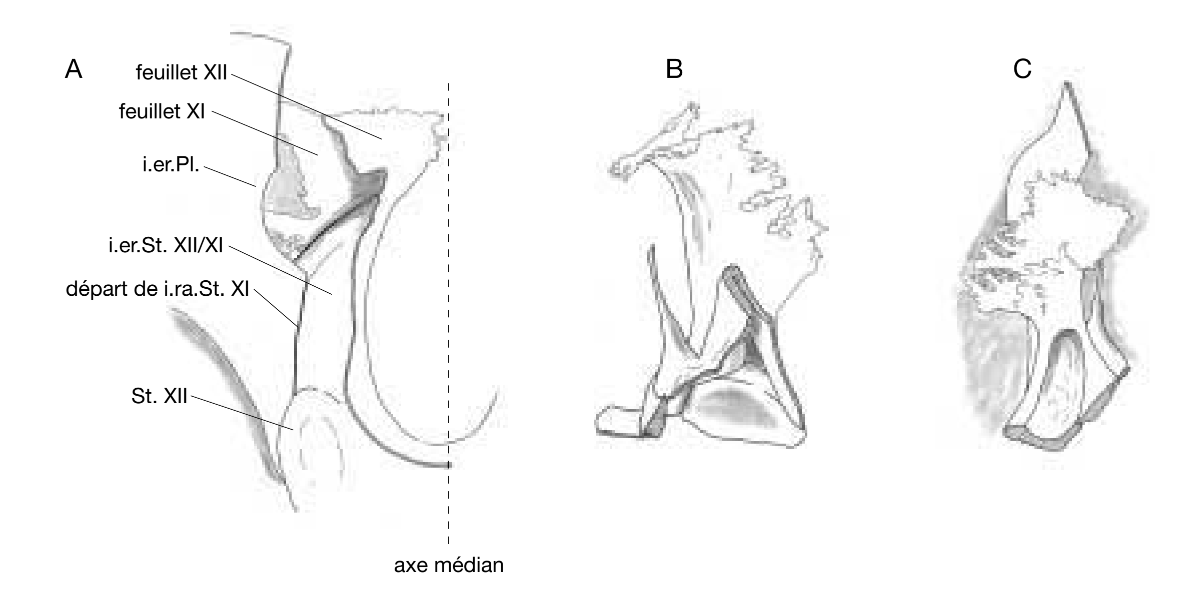
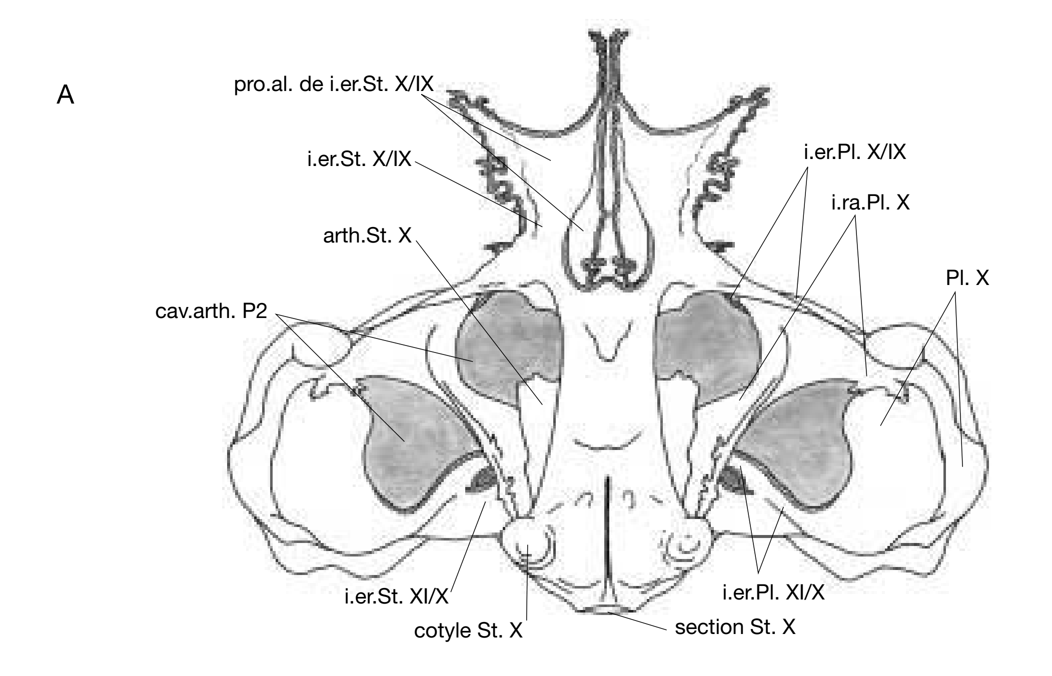


FIG. 43. — Segment de P3 (XI) ; **A**, cloison postérieure partielle, vue postérieure feuillet XII découpé montrant le départ de l'intrasternite ; **B**, cloison antérieure partielle, intéropleurite sectionné, en vue cavalière submédiane ; **C**, cloison antérieure partielle montrant les piliers intéro- et intrasternaux en vue cavalière sub-médiane, intéropleurite sectionné.

INTERCLOISON XI/X
(OU INTERCLOISON ANTÉRIEURE DE XI)
Vue postérieure (Fig. 39B)
Elle présente le même aspect que celui de l'intercloison XII/XI. Sa principale différence avec cette dernière est que la « fenêtre trabéculaire » est plus haute et plus verticale.

Intrapleurite
Il diffère de celui de XII par une plus grande complexité. Son bord supérieur n'est pas régulièrement dentelé, mais découpé du côté médian en formant un plateau. Le bord médian est très découpé et légèrement en retrait. Une autre ligne de dentelure, interne, participe au système d'accrochage. Le lobe inférieur est plus réduit et moins dentelé que celui de XI (figuré après découpe du feuillet X, Fig. 40A).

Liaisons phragmales
Le segment XI est le premier que nous rencontrons sur lequel les liaisons phragmales sont complètes puisque, sur XIII, elles n'existaient pas et que sur XII elles étaient modifiées, postérieurement, par les transformations sexuelles de l'intercloison XIII/XII. C'est donc le segment XI qui sera la meilleure base de référence au point de vue des liaisons phragmales (comme, du reste, au point de vue de tout le système phragmal, XIII ayant servi à définir les phragmes isolés et XII à observer l'établissement de leur interdépendance, mais avec des perturbations exceptionnelles en rapport avec l'appareil de reproduction).
En vue apicale, l'imbrication des processus aliformes donne l'image représentée (Fig. 40B). Il faut préciser à nouveau que si, dans l'intercloison postérieure, le plateau du processus aliforme de l'intérosternite appartient au feuillet X, ses doublures inférieure et antérieure, invisibles en vue apicale, appartiennent au feuillet XI, dans l'intercloison antérieure, le plateau appartient à XI et sa doublure à X.
L'étude du segment XI étant achevée, nous passerons au segment X dont nous donnerons un aperçu succinct, nous bornant à mettre en relief les différences de proportions, seules à le différencier de XI.



B
pro.al. de i.er.St. X/IX
ep.i.ra.St. X/IX
arth.St. X
cav.arth. P2
pro.al. de i.er.Pl. X/IX
i.er.Pl. X/IX
pro.al. de i.ra.Pl. X
Pl. X
fenêtre branchiale
i.ra.Pl. X
i.er.Pl. XI/X
pro.al. de i.er.St. XI/X
i.er.St. XI/X
pro.al. de i.er.Pl. XI/X
apophyse St. X
section St. X

FIG. 44. — Segment de P2 (X) ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale.

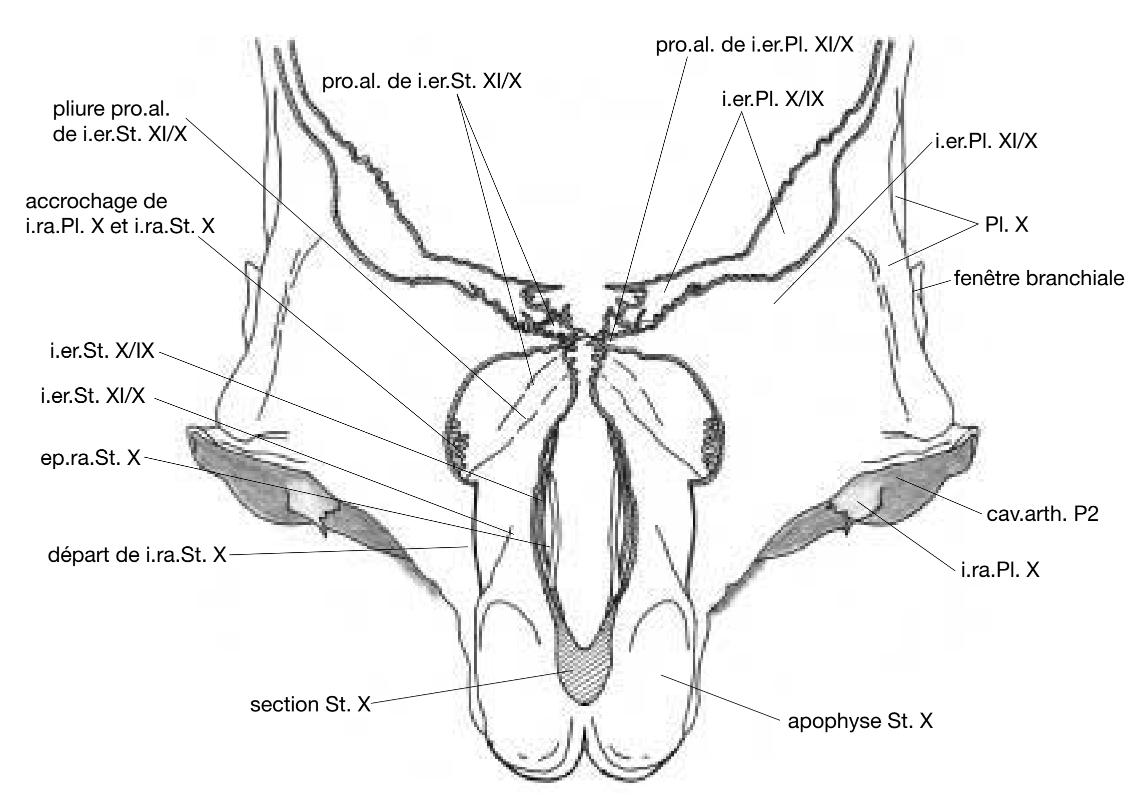


FIG. 45. — Segment de P2 (X), vue postéro-antérieure du segment, feuillet XI de l'intéro-pleurite découpé.

LE SEGMENT X : PORTEUR DU 5e THORACOPODE : (= P2) (Figs 44-49)

Comme le segment XI, le segment X (Fig. 44) constitue un bon exemple de la structure typique de base d'un segment thoracique de décapode macrourien. Il n'est, en effet, modifié ni par sa place dans la succession segmentaire (le segment XIII l'était par sa position terminale dans le thorax et par sa fonction reproductrice), ni par une fonction particulière (le segment XII l'était par ses fonctions de reproduction), ni par une activité fonctionnelle autre que locomotrice (le segment IX le sera par le développement exceptionnel de la musculature du chélipède).

Les segments XI et X sont les deux seuls segments thoraciques de structures quasiment identiques. Toutefois, quelques légères modifications d'ordre métrique de X par rapport à XI, et quelques différences d'imbrications phragmales permettent de mettre en évidence l'orientation des transformations progressives que subissent les métamères dans l'ordre postéro-antérieur du corps.

Nous signalerons seulement ces quelques différences.

STERNITE (FIG. 49B)

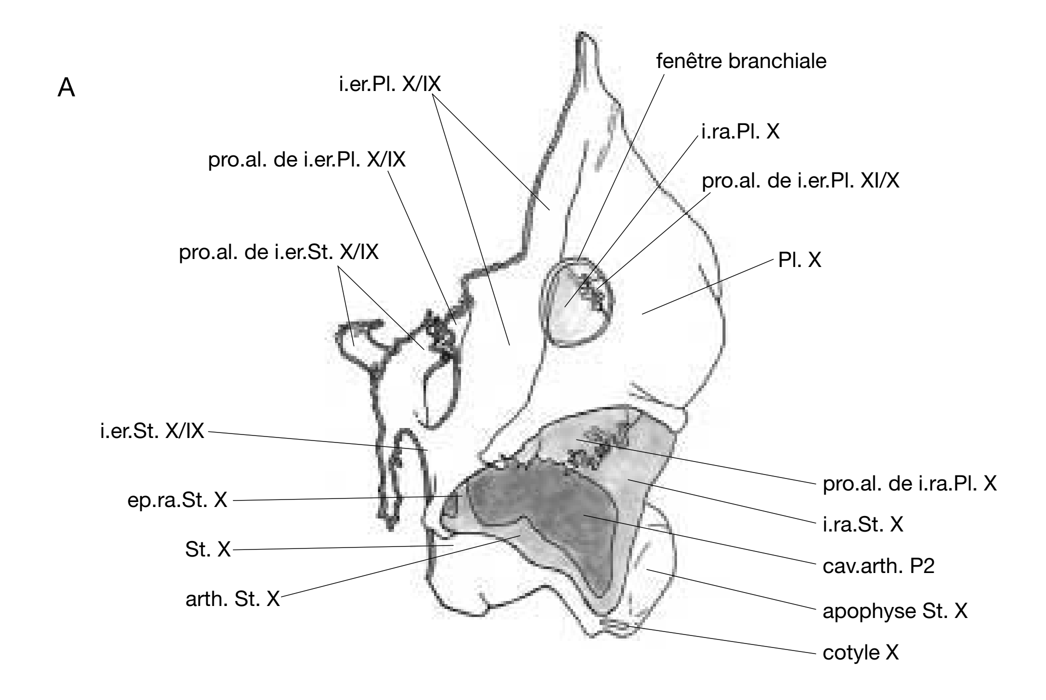
La position des cotyles sternaux est beaucoup plus postérieure que sur XI. L'arthrosternite est plus épais et plus calcifié.

Épine intrasternale

Comme celle de XI, elle se présente sous la forme d'une aiguille effilée qui s'élève verticalement en arrière de l'intercloison antérieure.

Arthrosternite

Très calcifié et épais, il ne diffère que très peu de celui de XI.



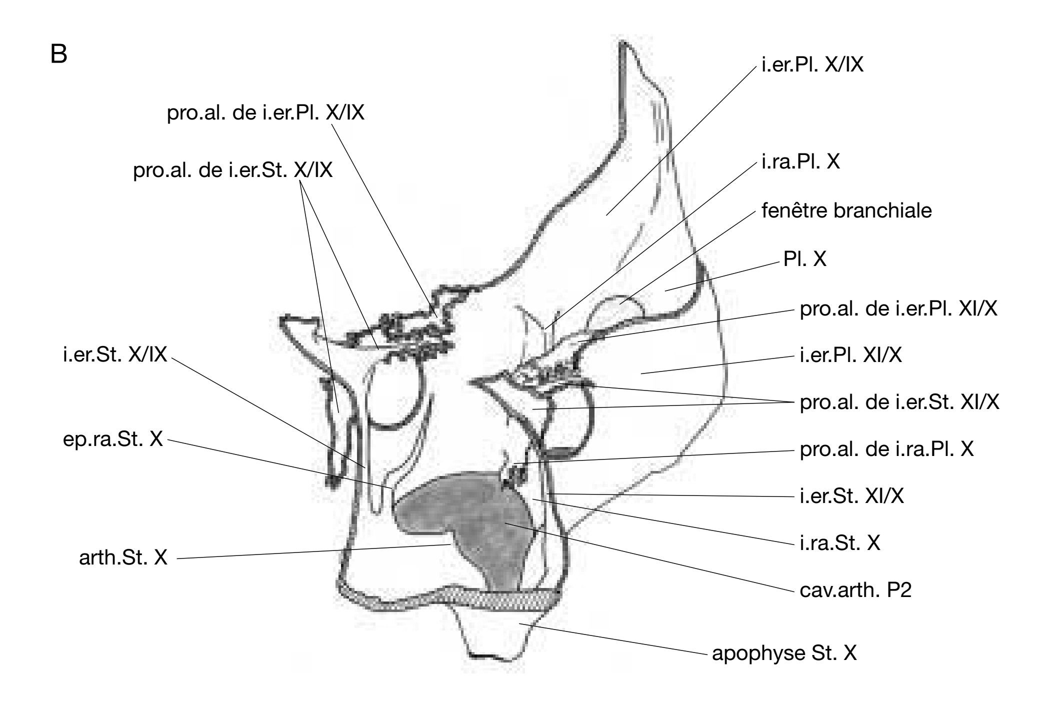


FIG. 46. — Segment de P2 (X), coupe sagittale ; **A**, vue externe ; **B**, vue interne.

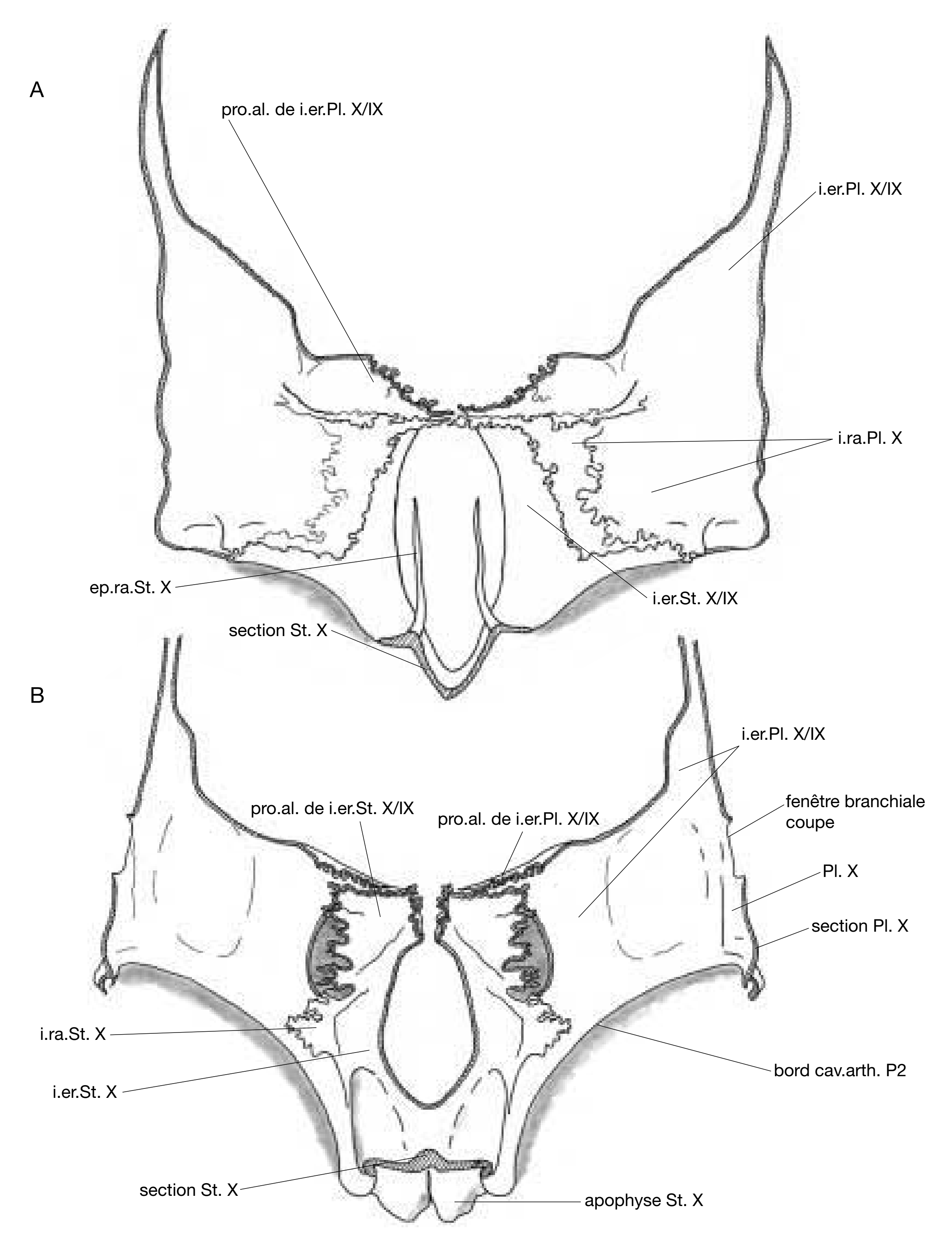


FIG. 47. — Segment de P2 (X) ; **A**, cloison antérieure, vue postérieure ; **B**, cloison antérieure, vue antérieure.

A
pro.al. de i.er.Pl. X/IX
pro.al. de i.er.St. X/IX
pro.al. de i.er.Pl. XI/X
i.er.Pl. X/IX
i.er.St. X/IX
Pl. X
fenêtre branchiale
ep.ra.St. X
départ invagination
i.ra.Pl. X
arth. St. X
section St. X
bord cav.arth. P2
apophyse St. X

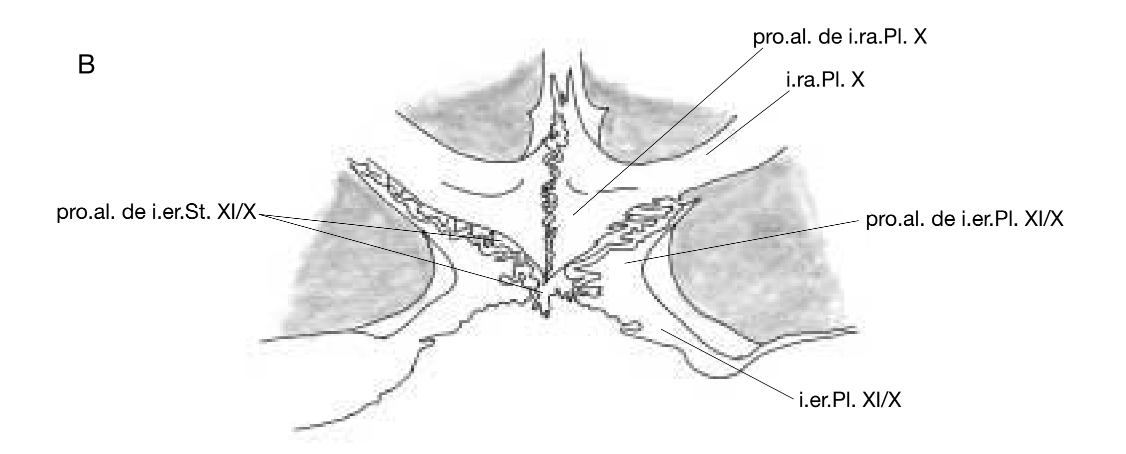


FIG. 48. — Segment de P2 (X) ; **A**, vue antéro-postérieure du segment ; **B**, vue apicale.

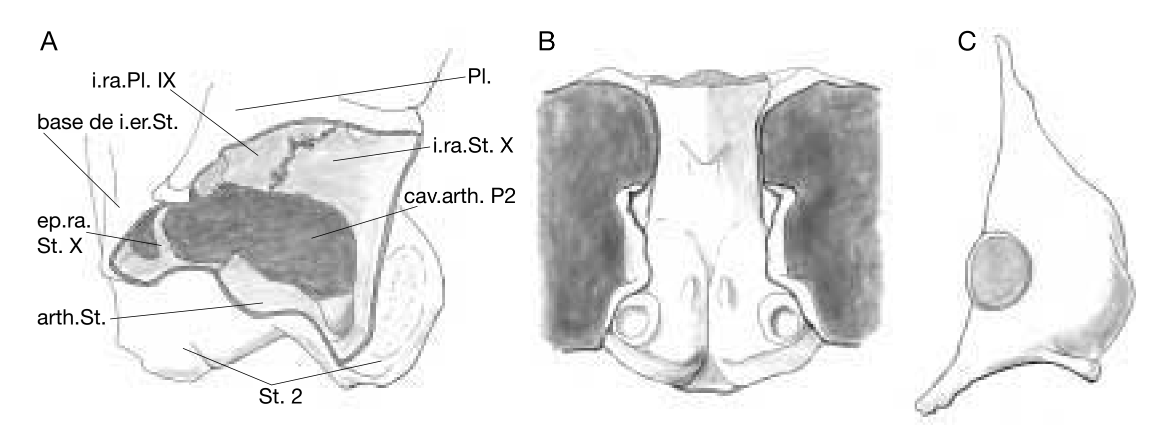


FIG. 49. — Segment de P2 (X), sternite ; **A**, vue latérale ; **B**, vue ventrale ; **C**, pleurite.

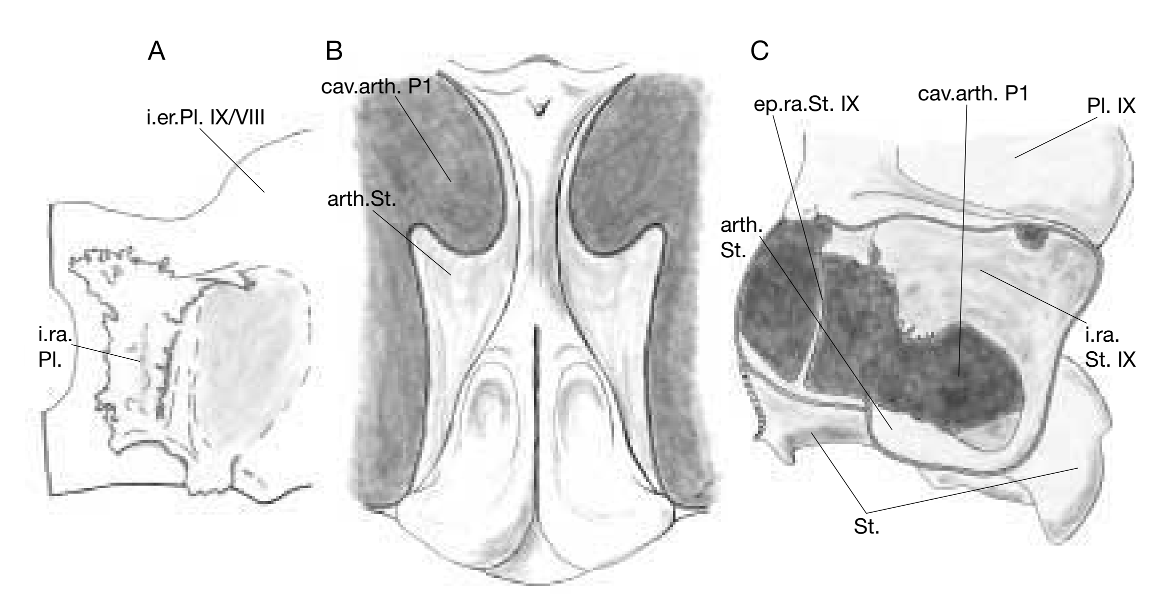


FIG. 50. — Segment de P1 (IX) ; **A**, intrapleurite de IX ; **B**, sternite de IX, vue ventrale ; **C**, sternite de IX, vue latérale.

PLEURITE (FIG. 49C)
Il est élevé et pointu. On n'y distingue plus qu'une très légère trace des deux zones observées sur celui de XI.

INTERCLOISON XI/X
(OU INTERCLOISON POSTÉRIEURE DE SX)
Vue postérieure (Fig. 45)
Le feuillet XI ayant été découpé, on y observe la ligne de départ de l'intrasternite X.

INTERCLOISON X/IX
(OU INTERCLOISON ANTÉRIEURE DE X)
Vue postérieure (Fig. 47A) (après section transversale du segment)
L'intrasternite y est bien distincte de l'intérosternite.
La principale différence avec l'intercloison de XI est l'abaissement du niveau des denticulations d'accrochage de l'intrasternite.

Vue antérieure (Fig. 47B)
Sa particularité est le très grand développement de la surface de l'intrapleurite qui atteint presque le bord de la cavité arthrodiale.

Vue antéro-postérieure du segment (Fig. 48A)
Bien que lié à l'intérosternite, l'intrasternite en est bien distinct.

Liaisons phragmales
Sur une coupe sagittale, en vues externe et interne (Fig. 46A), on observe la liaison entre l'intrasternite et l'intrapleurite de X qui s'effectue très bas, au dessous de la limite supérieure de la cavité arthrodiale.

Liaisons apicales
Elles s'effectuent de façon identique à celles de XI (Fig. 48B).

LE SEGMENT IX : PORTEUR DU 4e THORACOPODE : (= P1) (Figs 51-56)

C'est le segment qui présente le volume le plus grand en raison de l'importance de la musculature du chélipède qui s'insère sur lui. C'est celui dont le pleurite est le plus haut, le plus large, dont l'axe est le plus vertical et dont les phragmes sont les plus développés.
En vue ventrale (Fig. 51A), comme en vue dorsale (Fig. 51B), on observe la très grande cavité arthrodiale traversée par les phragmes intrasegmentaires extrêmement puissants.

STERNITE (FIGS 50B ; 51A)
Ventralement, il présente un allongement marqué, une sorte d'étirement antéro-postérieur du présternite. Celui-ci est triangulaire, marqué d'un tubercule assez pointu.
Les cotyles sternaux sont très développés et se prolongent, postérieurement, sur une grande partie de la face inférieure des sabots. Ceux-ci sont très protubérants et élargis dans la région postérieure.
En vue latérale, ils débordent fortement sous le « profil » sternal du corps (Fig. 50C).

Arthrosternites
Ils constituent deux larges plages subtriangulaires dont l'angle dirigé vers la cavité arthrodiale forme une sorte de corne arrondie.
En vue latérale (Fig. 50C), on voit que la cavité arthrodiale est plus allongée et plus haute que sur tous les autres segments et que l'athrosternite présente une importante surface d'insertion pour le chélipède.

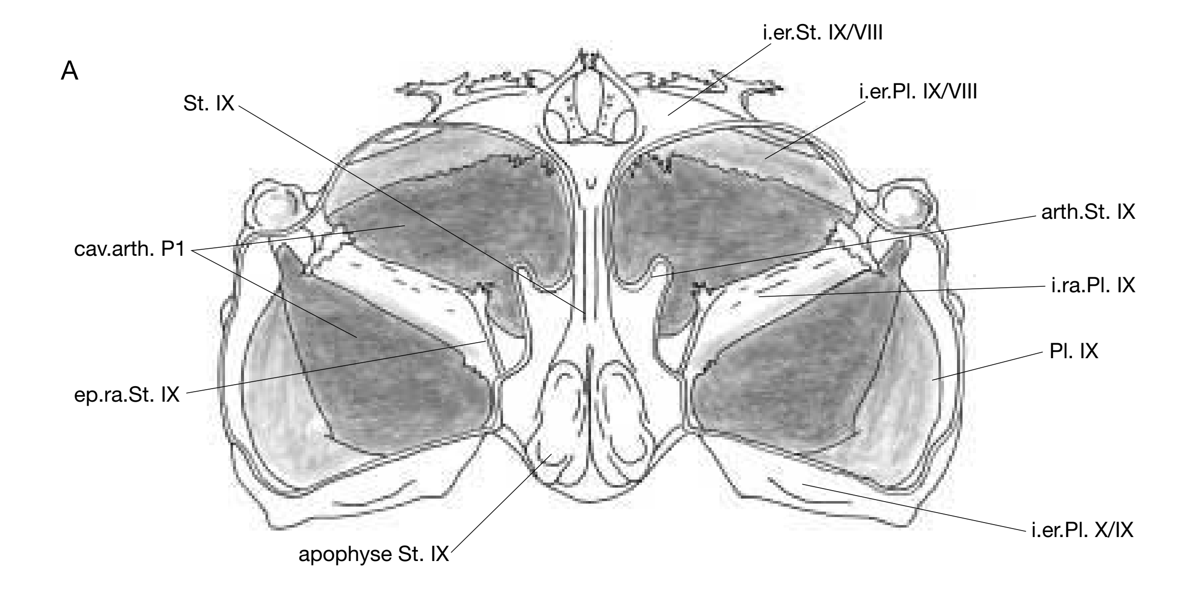
Épine intrasternale
On constate qu'elle n'est pas plus développée que sur les segments postérieurs (Fig. 52).

PLEURITE (FIGS 52 ; 56A)
Le pleurite de IX est le plus massif de tous. Son axe médian, ventro-dorsalement, est vertical. Sa largeur est sensiblement supérieure à la moitié de sa hauteur. Son bord supérieur est régulièrement arrondi. Son bord inférieur est subhorizontal. Son extrémité antéro-inférieure constitue le cotyle pleural. Le pleurite IX est dépourvu de fenêtre branchiale.

INTERCLOISON POSTÉRIEURE X/IX
Vue postérieure (Fig. 53A) (après ablation du feuillet X de la cloison)
L'intérosternite est pratiquement réduit à son pilier. Son processus aliforme s'accroche à celui de l'intéropleurite. Le feuillet IX de l'intéropleurite est très bombé vers l'arrière en raison de la traction de X vers la cloison postérieure, exercée par l'intrapleurite du feuillet X qui lui était accolé.

Vue antérieure (Fig. 53B)
L'intéropleurite émet vers l'avant un processus aliforme qui constitue un petit plateau triangulaire subhorizontal émettant vers l'avant et vers le bas une pointe qui se recourbe vers l'extérieur.
L'intéropleurite et l'intrapleurite atteignent une très grande dimension. La base de l'intrasternite atteint le bord de la cavité arthrodiale.

INTERCLOISON ANTÉRIEURE IX/VIII
Il faut noter la très grande différence de hauteur qui existe entre celle de la cloison postérieure et celle de la cloison antérieure.



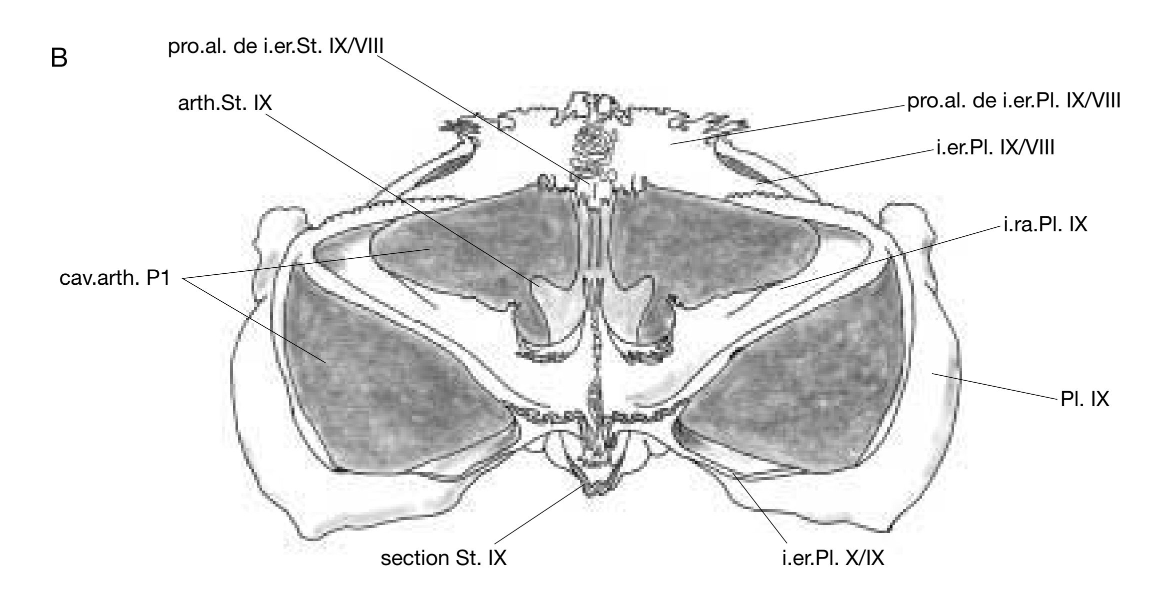


FIG. 51. — Segment de P1 (IX) ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale.

Vue postérieure (Fig. 54A) (aprés section de l'intrapleurite très développé, qui cachait le reste de la cloison)

L'intérosternite est très peu élevé mais élargi. L'intéropleurite le recouvre partiellement. Cet intéropleurite est triangulaire, son bord supérieur s'abaissant très vite vers l'axe médian. Son intrapleurite prend naissance très près du bord du pleurite lui-même, sur toute la hauteur de l'intéropleurite à ce niveau.

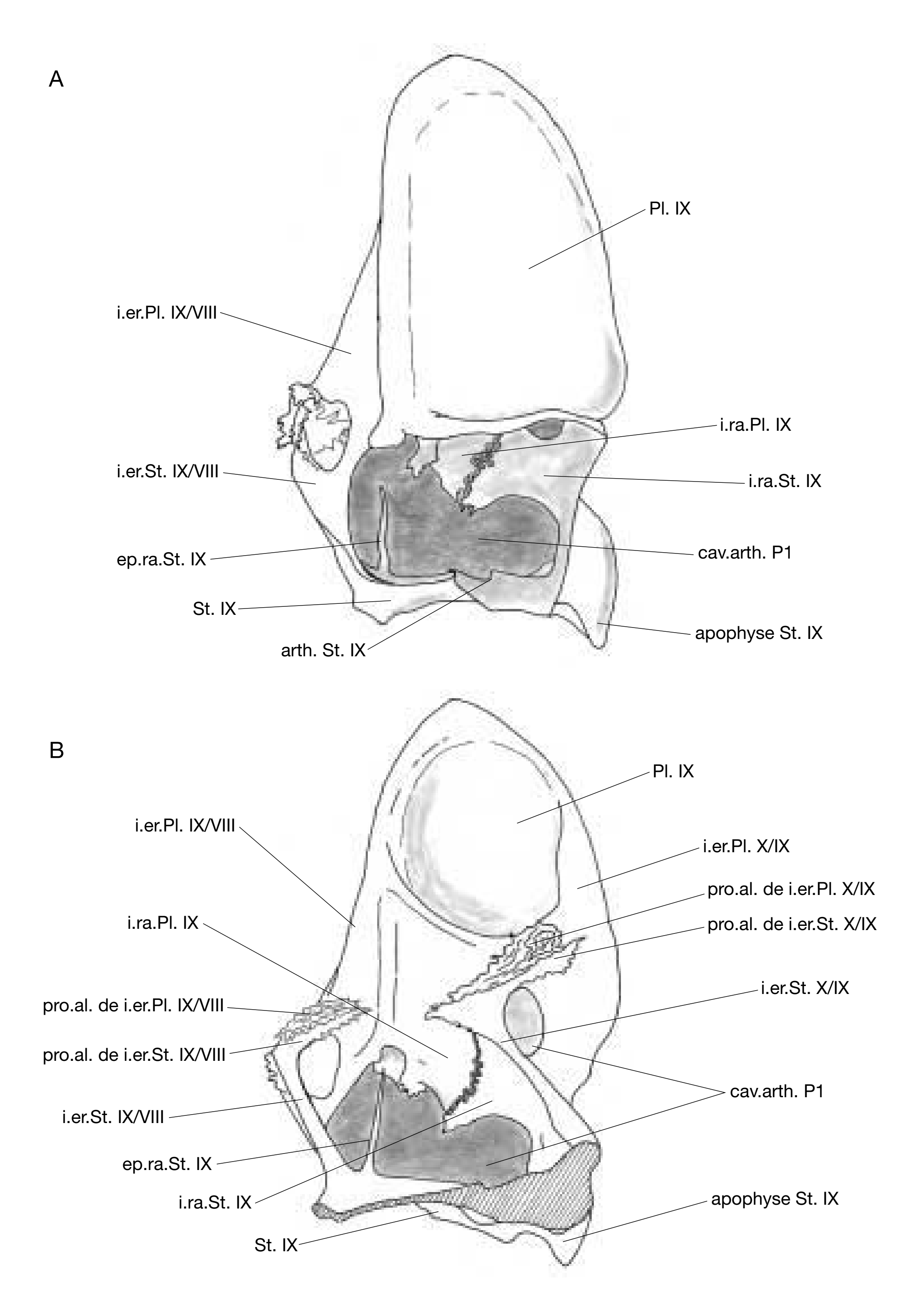


FIG. 52. — Segment de P1 (IX), coupe sagittale ; **A**, vue externe ; **B**, vue interne.

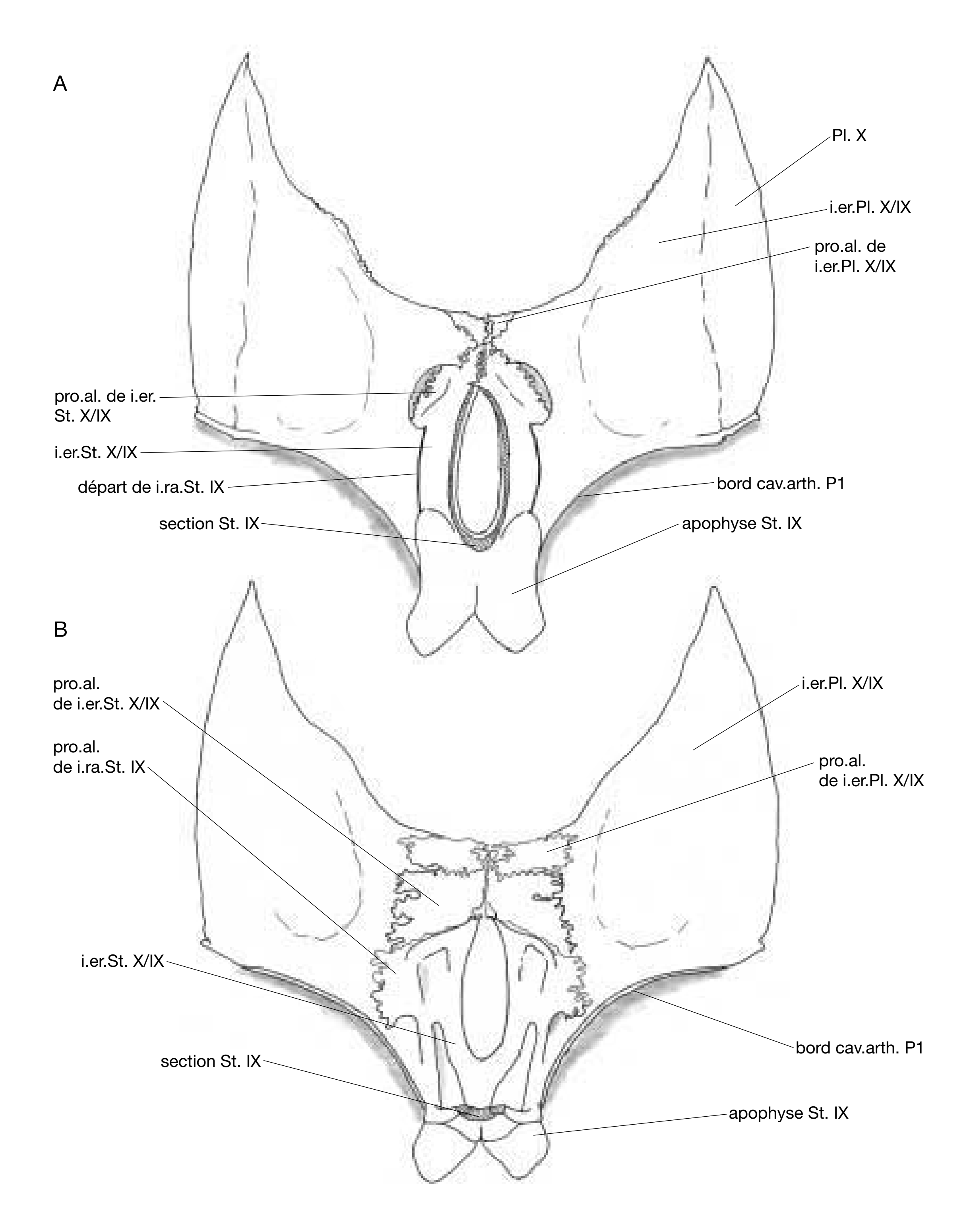


FIG. 53. — Segment de P1 (IX), cloison postérieure de IX, feuillet X sectionné ; **A**, vue postérieure ; **B**, vue antérieure.

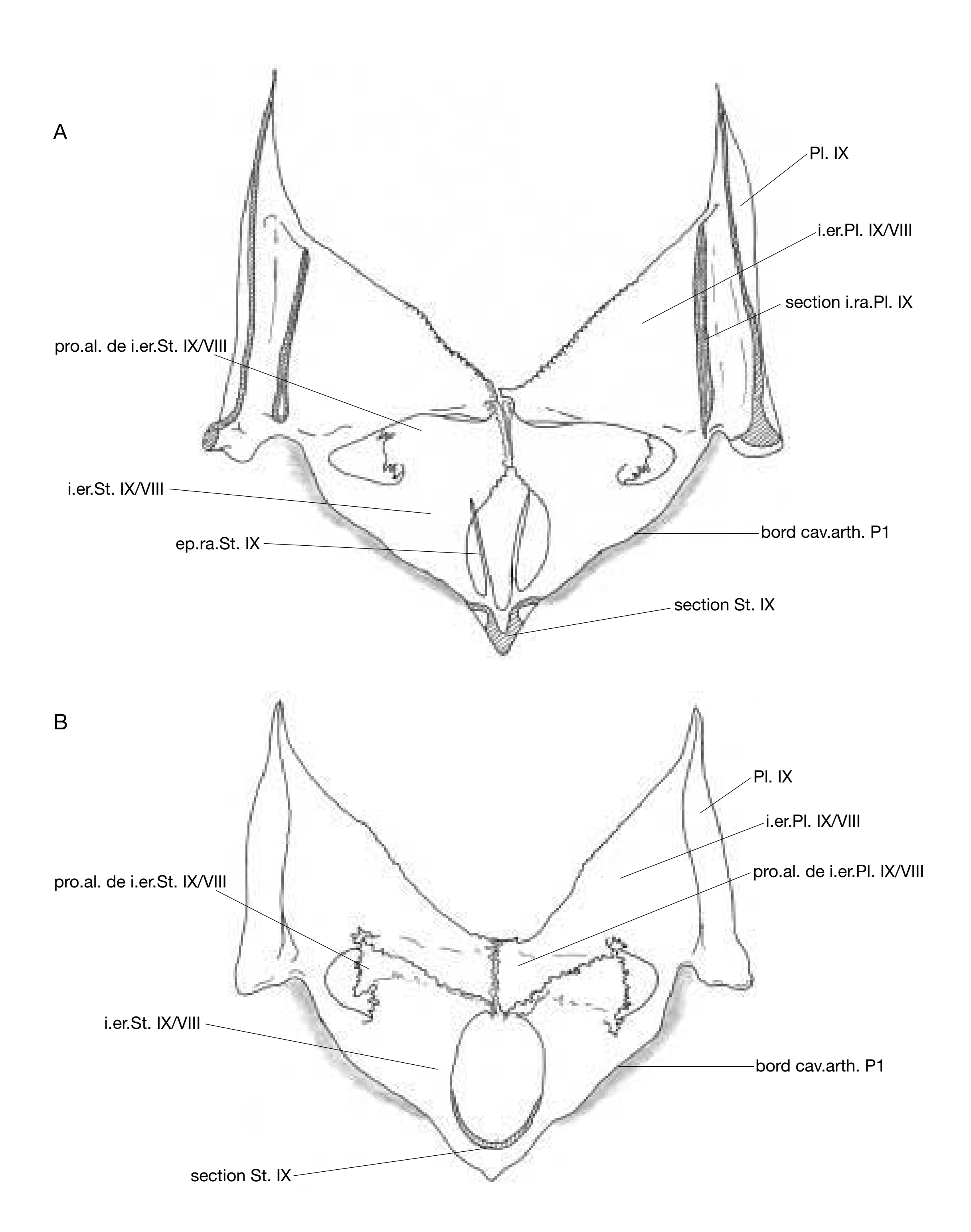


FIG. 54. — Segment de P1 (IX), cloison antérieure ; **A**, vue postérieure ; **B**, vue antérieure.



FIG. 55. — Segment de P1 (IX), vue apicale.

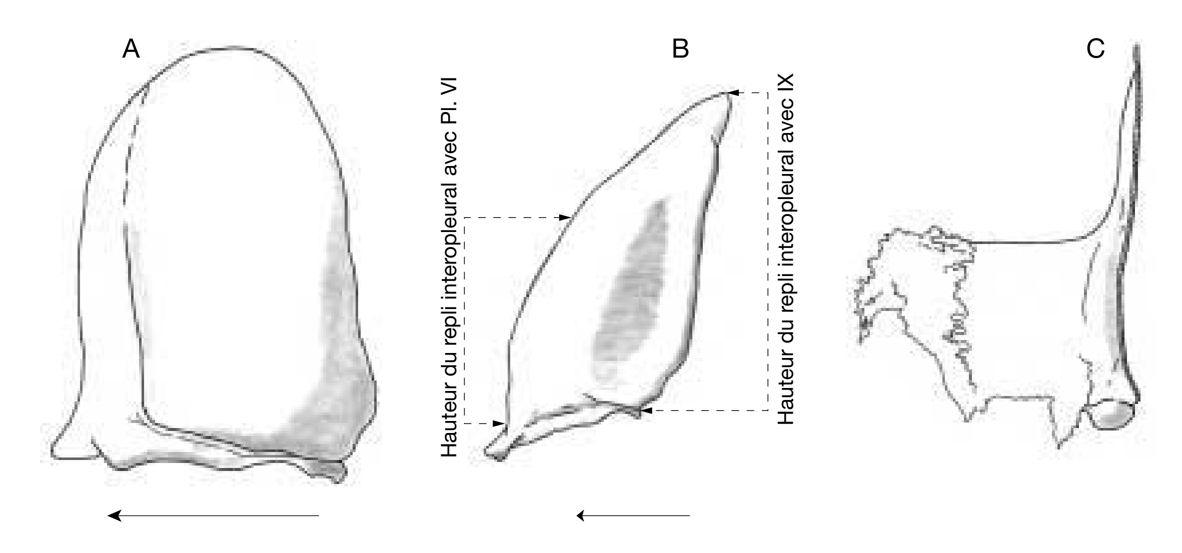


FIG. 56. — **A**, segment de P1 (IX), pleurite de IX ; **B**, segment de Pmx3 (VIII), pleurite de VIII ; **C**, intrapleurite de IX.

L'intrapleurite isolé (Fig. 56C) montre ses grandes dimensions. Il porte la trace de sa zone d'accrochage avec les processus aliformes de l'intérosternite et de l'intrasternite de la cloison antérieure du segment.
Cet accrochage s'observe sur des coupes sagittales externe (Fig. 52A) et interne (Fig. 52B).
Le bord inférieur de cet intrapleurite presque rectangulaire émet deux petits processus pointant vers le bas. Il constitue un large plateau transversal oblique qui s'accroche très solidement aux plateaux intérosternal, intéropleural et intrasternal de la cloison postérieure de IX.

Vue antérieure (Fig. 54B) (après ablation du feuillet VIII de la cloison)
Le processus aliforme de l'intéropleurite constitue un large plateau oblique, triangulaire, qui recouvre partiellement les processus aliformes intéro- et intrasternaux et qui est très incliné vers le bas.

Liaisons apicales (Fig. 55)
On y observe la liaison médiane des processus aliformes de l'intéropleurite et de l'intérosternite, constituant une longue pointe dirigée vers le bas.
Avec le segment IX s'achève, dans le sens postéro-antérieur, l'organisation spécifiquement thoracique, du moins spécifiquement locomotrice du système endophragmal de *Nephrops.*
Les segments VIII, VII et VI, à fonction masticatrice, amorcent les transformations qui vont conduire à l'organisation des sclérites et des phragmes de la région céphalique.

LE SEGMENT VIII : PORTEUR DU 3[e] THORACOPODE : (= PMX3) (Figs 57-63)

En avant du volumineux segment IX, le segment VIII est très sensiblement réduit en longueur.
La première particularité de ce segment tient à l'orientation très oblique antéro-postérieurement, de son pleurite, sur le bord antérieur duquel l'invagination de l'intéropleurite du segment qui lui est accolé s'effectue très bas. Aussi, son intercloison antérieure est-elle extrêmement peu élevée par rapport à son intercloison postérieure (Fig. 61A).
Sa seconde particularité tient à ce que le pleurite qui lui est accolé antérieurement n'est pas le pleurite VII, mais le pleurite VI, en raison du fait que le segment VII, suite au télescopage des cavités arthrodiales des segments masticateurs, n'a pas de pleurite affleurant le bord latéral du thorax. Nous en étudierons les conséquences.

STERNITE (FIGS 57A ; 62)
Il est extrêmement court. Sa région postérieure est très élargie, se prolongeant le long de l'intertrabécule. Les sabots sont peu proéminents. Les cotyles articulaires qu'ils portent sont très écartés l'un de l'autre. Les arthrosternites, très découpés, débordent largement du corps central du sternite

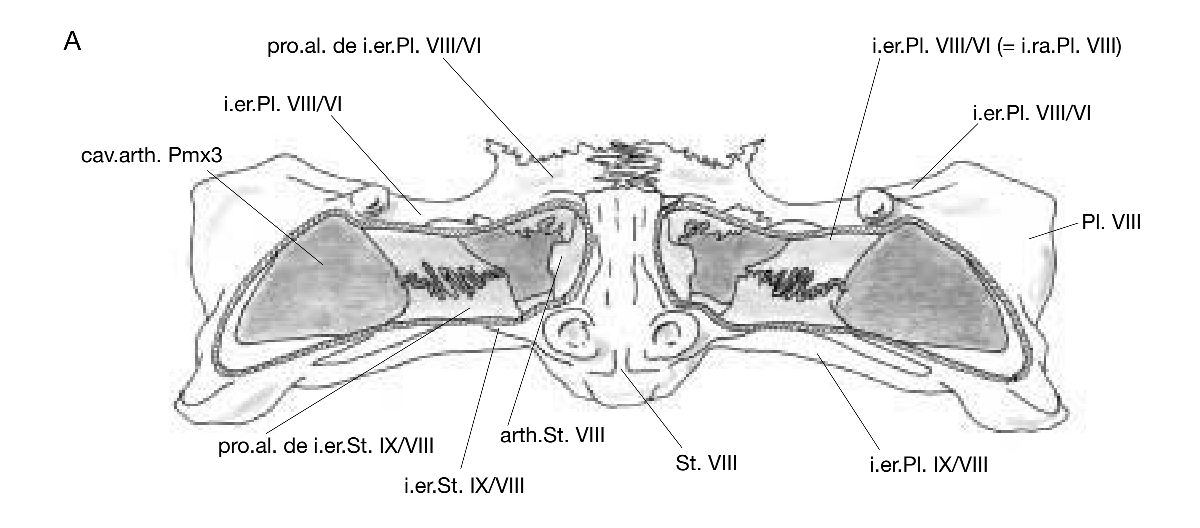
Épines intrasternales
Réduites et assez courtes, elles prennent naissance sur la base du pilier intérosternal (Figs 58 ; 60A).

PLEURITE (FIGS 56B ; 58)
Son axe est oblique. Il est très étroit, environ trois fois plus haut que large. Son extrémité supérieure est pointue. Son bord inférieur est oblique, son bord antérieur étant beaucoup plus long que le bord postérieur.

INTERCLOISON POSTÉRIEURE IX/VIII
Vue postérieure (Fig. 59A) (après ablation du feuillet IX de l'intercloison)
Le pilier de l'intérosternite est très mince à sa base et s'élargit considérablement vers le haut. L'intéropleurite, diminue beaucoup de hauteur en se dirigeant vers l'axe médian du corps où les processus aliformes intérosternaux et intéropleuraux se rencontrent d'où l'aspect triangulaire de l'intéropleurite en vue postéro-antérieure.

Vue antérieure (Figs 59B ; 63A)
Le processus aliforme de l'intéropleurite s'étale en avant de la cloison en s'abaissant vers la région ventrale et il recouvre le haut du processus aliforme de l'intérosternite débordé, en bas, par l'intrasternite.

INTERCLOISON ANTÉRIEURE VIII/VII
Vue postérieure (Fig. 60A)
La base des intérosternites n'est plus en forme de pilier, mais de lames rectangulaires. Ces deux lames sont régulièrement écartées l'une de l'autre, parallèlement et n'entrent pas en contact dans leur région supérieure. Sur le bord proximal interne de ces lames prennent naissance les deux courtes épines intrasternales, presque à mi-hauteur des intérosternites.



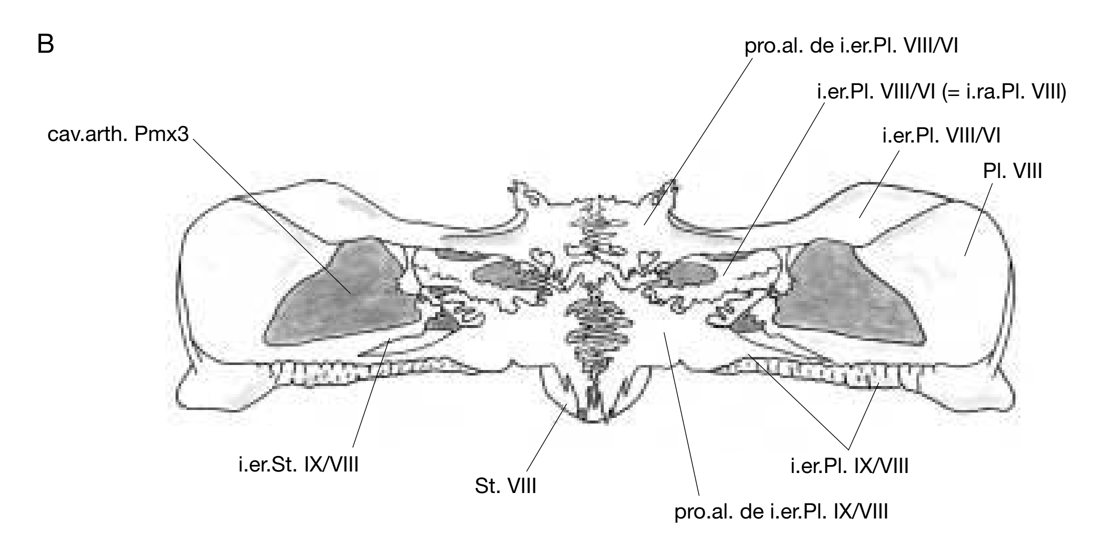


FIG. 57. — Segment de Pmx3 (VIII) ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale.

Les processus aliformes de l'intéropleurite sont les seuls qui fassent la liaison des deux parties latérales de l'intercloison sur la ligne médiane.
L'échancrure trabéculaire est très élargie. La trabécule elle-même est peu élevée, en forme de baguette, comme dans les segments postérieurs.
L'originalité essentielle de ce segment réside dans le fait que l'intéropleurite n'émet pas d'intrapleurite.
Il existe cependant un phragme qui joue ce rôle, et qui vient s'accrocher au large processus aliforme intéro- et intrasternal de la cloison postérieure. Mais ce phragme n'est pas un phragme intrasegmentaire. Ce n'est pas un intrapleurite, mais un intéropleurite. Car si son feuillet postérieur appartient au segment VIII, son feuillet antérieur appartient à un autre segment. Et ce segment n'est pas le segment VII, dont le pleurite a disparu dans le « téléscopage » précédemment mentionné, mais le segment VI.
C'est donc un intéropleurite VIII/VI qui joue le rôle de l'intrapleurite VIII absent.

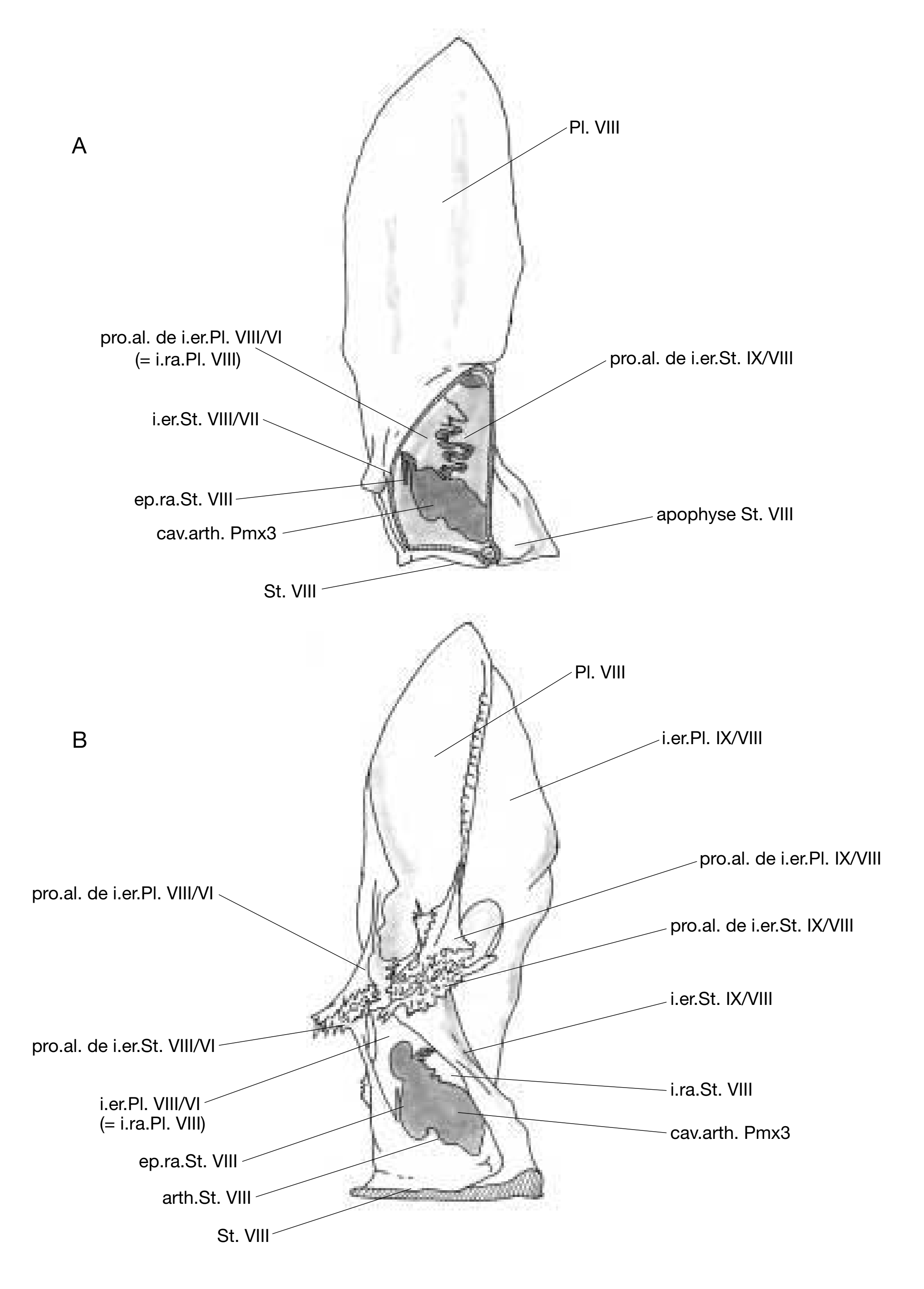


FIG. 58. — Segment de Pmx3 (VIII), coupe sagittale ; **A**,vue externe ; **B**, vue interne.

A

Pl. VIII
F.a. de i.er.Pl. IX/VIII
i.er.St. IX/VIII
F.a. VIII
départ i.ra.St. VIII
bord cav.arth. Pmx3
St. VIII

B

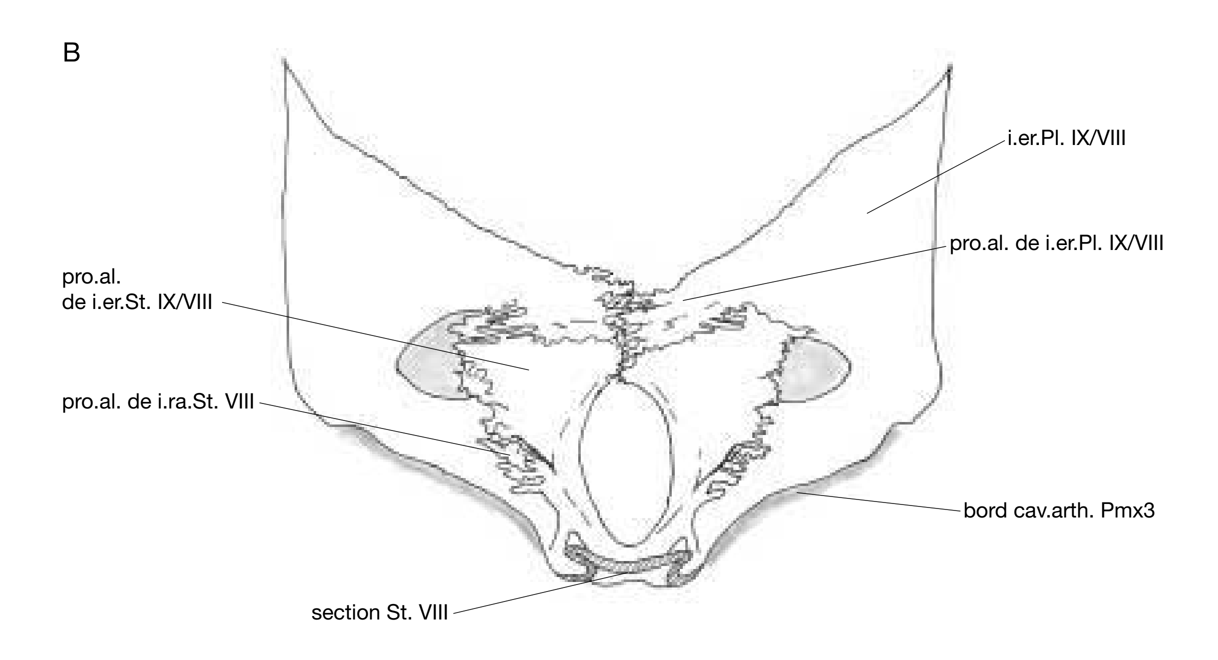


FIG. 59. — Segment de Pmx3 (VIII), cloison postérieure ; **A**,vue postérieure, aprés ablation du feuillet IX ; **B**, vue antérieure.

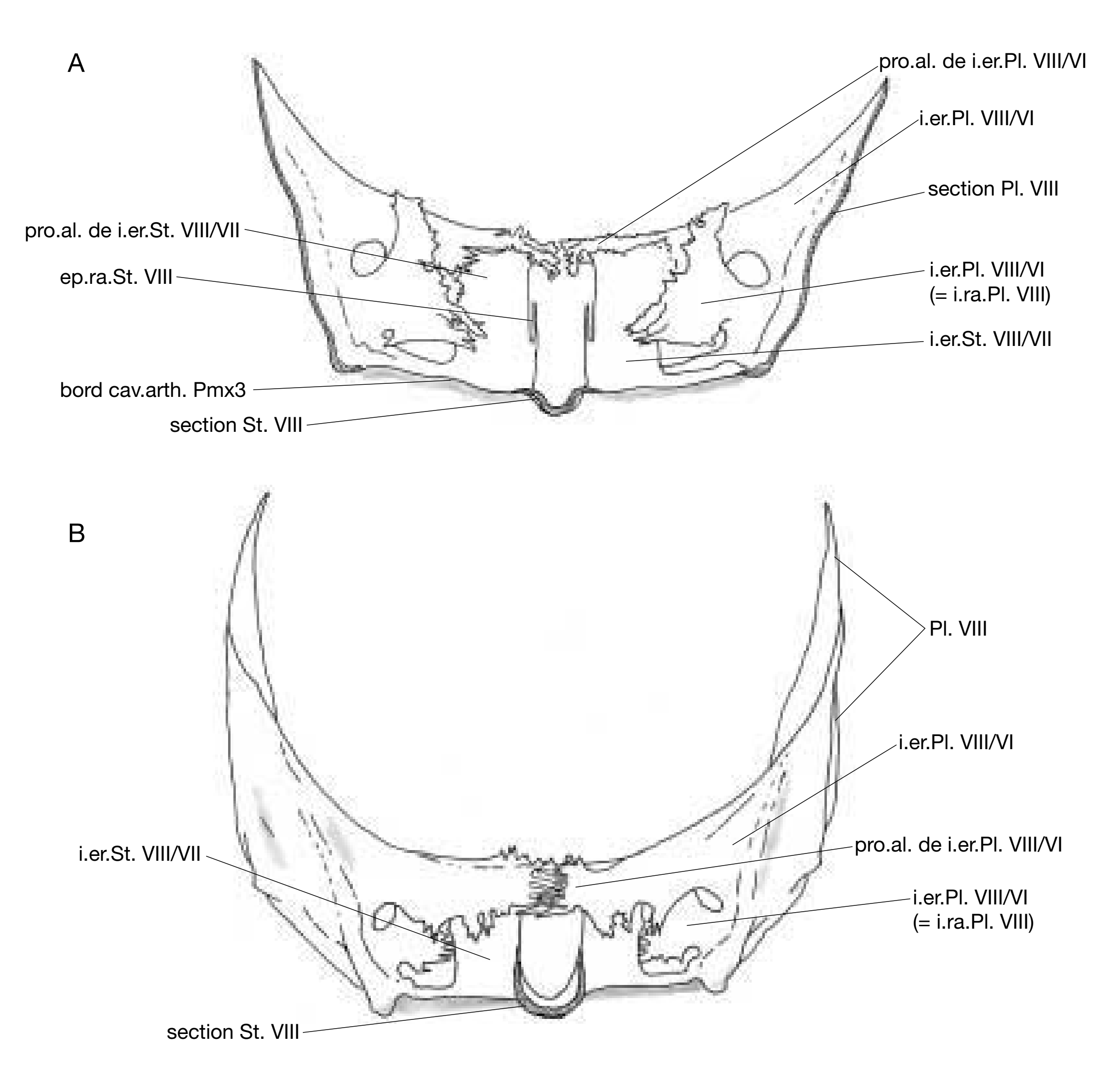


FIG. 60. — Segment de Pmx3 (VIII), cloison antérieure ; **A**, vue postérieure ; **B**, vue antérieure.

Vue antérieure (Fig. 60B)

On y voit la superposition, en vue antéro-postérieure, des pleurites VIII et VI, et on voit que c'est de la jonction de ces deux segments que naît le phragme qui joue le rôle de l'intrapleurite de VIII absent.

Le processus aliforme de l'intéropleurite est très déversé vers l'avant, en un plateau oblique reliant les deux zones latérales du segment (Fig. 61A).

Liaisons phragmales (Fig. 61B)

La cavité arthrodiale de l'appendice est étroite et très élevée. L'accrochage des phragmes se fait avec l'intéropleurite VIII/VI comme avec un intrapleurite. On voit l'inclinaison des plateaux formés par les processus aliformes.

En vue apicale (Fig. 61B), on constate que le plateau horizontal que les liaisons constituent est essentiellement formé des processus aliformes intéropleuraux qui masquent presque entièrement tous les autres.

A

i.er.Pl. IX/VIII
pro.al. de i.er.Pl. IX/VIII
pro.al.
de i.er.St. VIII/VII
Pl. VIII
i.er.Pl. VIII/VI
pro.al. de i.er.Pl. VIII/VI
i.er.St. VIII/VII
limite Pl. VI
i.er.Pl. VIII/VI
(= i.ra.Pl. VIII)
ep.ra.St. VIII
cav.arth. Pmx3
section St. VIII
St. VIII

B

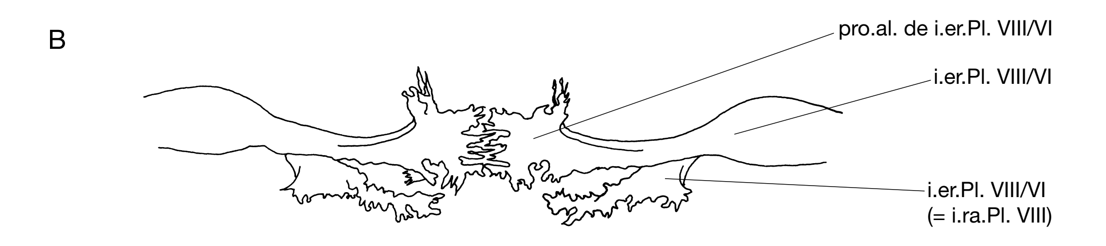


FIG. 61. — Segment de Pmx3 (VIII) ; **A**, vue antéro-postérieure du segment montrant le décalage en hauteur des cloisons ; **B**, vue apicale.

LE SEGMENT VII : PORTEUR DU 2e THORACOPODE : 2e MAXILLIPÈDE (= PMX2) (Figs 64-69)

Le segment VII est réduit à ses intertrabécules postérieures et antérieures dont la jonction, du côté latéral constitue un minuscule triangle situé dans un plan horizontal par rapport à l'axe du thorax, juste en dessous de l'extrémité antérieure du pleurite de VIII qui le masque latéralement. En vue ventrale, on l'observe, dans le prolongement latéral de la cavité arthrodiale.

STERNITE (FIGS 64A ; 66A)

Accentuant le caractère que nous avons déjà observé sur VIII, ce sternite est plus large que long et sa plus grande largeur ne se trouve pas au niveau postérieur, celui des cotyles sternaux, mais au niveau antérieur. Les arthrosternites, très découpés, s'élargissent vers l'avant et leur aspect

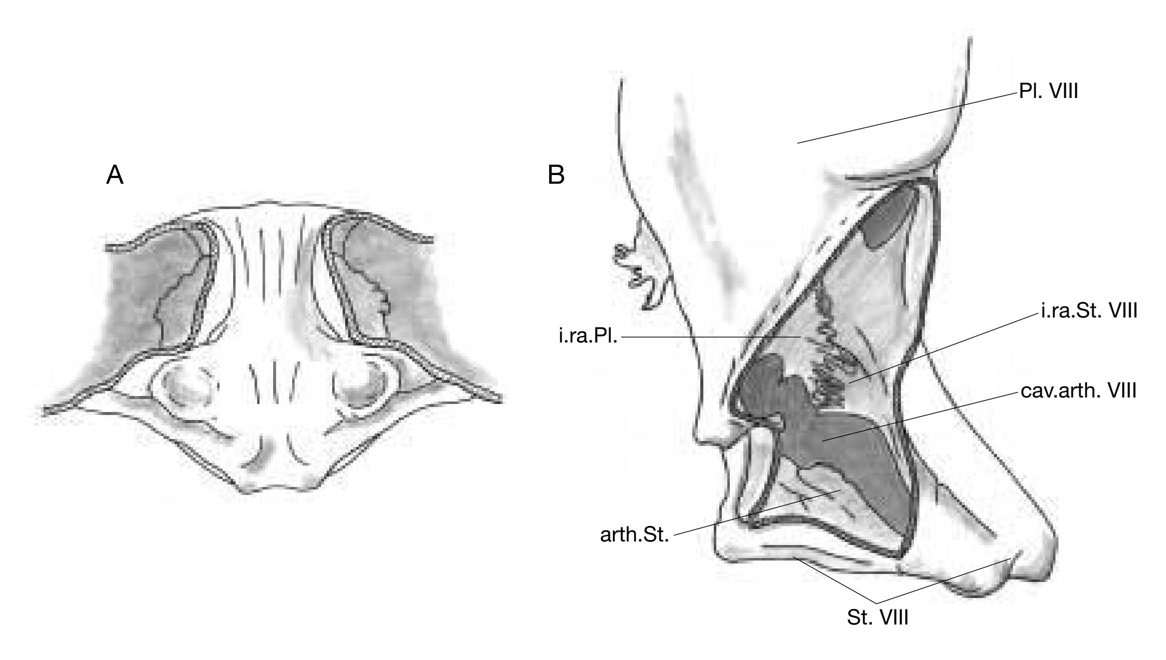
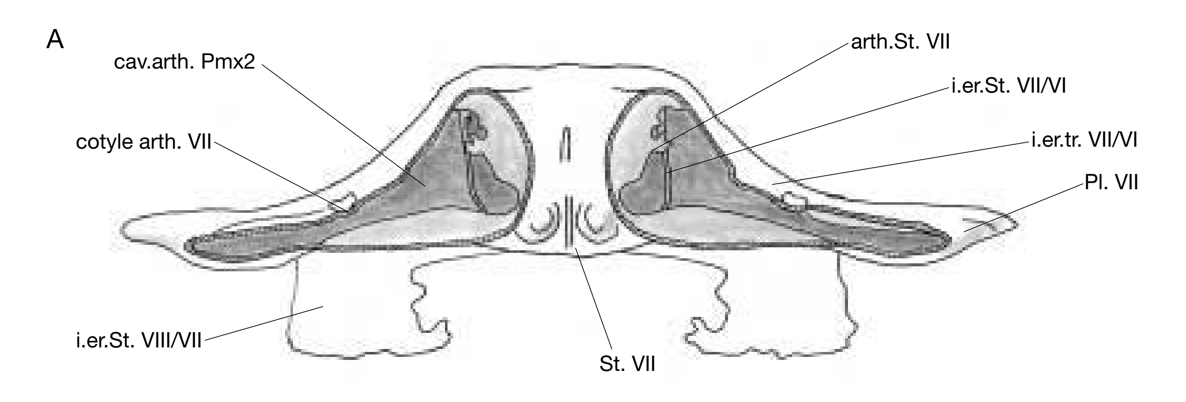


FIG. 62. — Segment de Pmx3 (VIII), sternite ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue latérale.

FIG. 63. — Segment de Pmx3 (VIII) ; **A**, intercloison postérieure, vue antérieure ; **B**, segment Pmx1 (VI) cavité arthrodiale, vue ventrale ; **C**, vue postéro-antérieure de l'intercloison antérieure de VI montrant le faux intrapleurite dont le feuillet postérieur appartient à VIII.



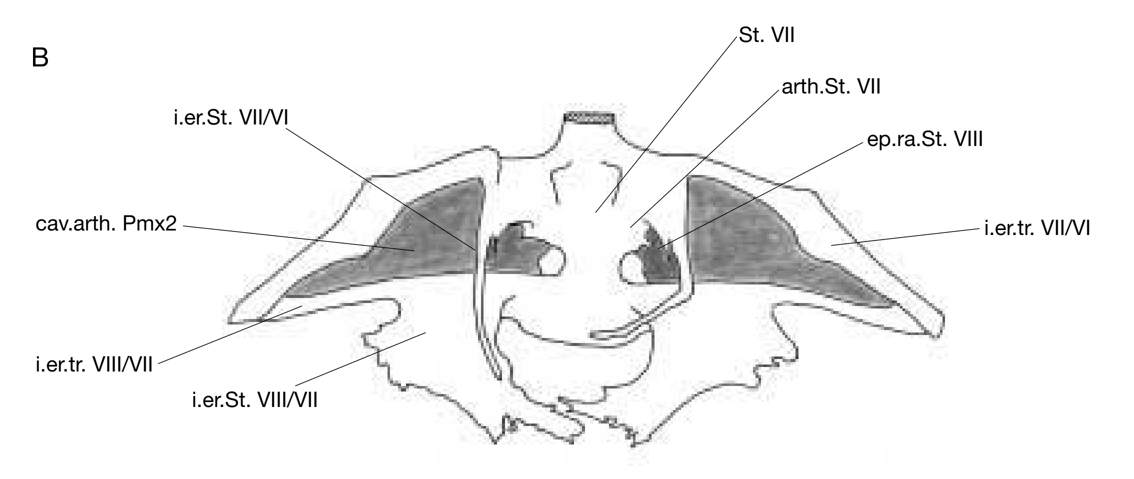


FIG. 64. — Segment de Pmx2 (VII) ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale.

extrêmement découpé constitue également un caractère nouveau par rapport aux segments précédemment étudiés.

PLEURITE (FIG. 66)
En réalité, le segment VII ne possède pas de vrai pleurite, car le minuscule triangle vestigial qui en tient lieu n'affleure pas la paroi latérale du corps. Il a été écrasé et recouvert, en quelque sorte, par les pleurites de VIII et de VI. Ce triangle n'est pratiquement que le point de rencontre des intertrabécules séparant la cavité arthrodiale de VII de celle de VIII, en arrière et de celle de VI, en avant.
Le téléscopage entre les segments VIII et VI est le résultat du développement du volume de la région céphalique et peut-être, aussi, de la « courbure céphalique » (Huxley 1880). On voit la position de cette cavité arthrodiale et de son pseudo-pleurite au sein des segments qui les encadrent (Fig. 67A).

INTERCLOISON POSTÉRIEURE VIII/VII
Vue postérieure (Fig. 65A)
Faute de pleurites, il n'existe évidemment pas d'intéropleurites. L'intercloison se réduit à ses intérosternites. Ceux-ci sont deux lames peu épaisses, assez larges, formant deux rectangles verticaux, assez régulièrement écartés l'un de l'autre. Les bords supérieurs, rectilignes, de ces lames, émettent, vers l'axe médian, deux petits prolongements un peu déchiquetés à leur extrémité, qui ne se rejoignent pas (Fig. 65A), la Fig. 65B montrant une vue postérieure du segment entier.

A
i.er.St. VII/VI
i.er.St. VIII/VII
Pl. VII
i.er.tr. VIII/VII
cav.arth. Pmx2
i.er.tr. VII/VI
St. VII

B
i.er.St. VIII/VII
i.er.St. VII/VI
ep.ra.St. VII
cav.arth. Pmx2
section Pl. VII
i.er.tr. VII/VI
St. VII

FIG. 65. — Segment de Pmx2 (VII), segment VII ; **A**, vue postérieure ; **B**, vue antérieure.

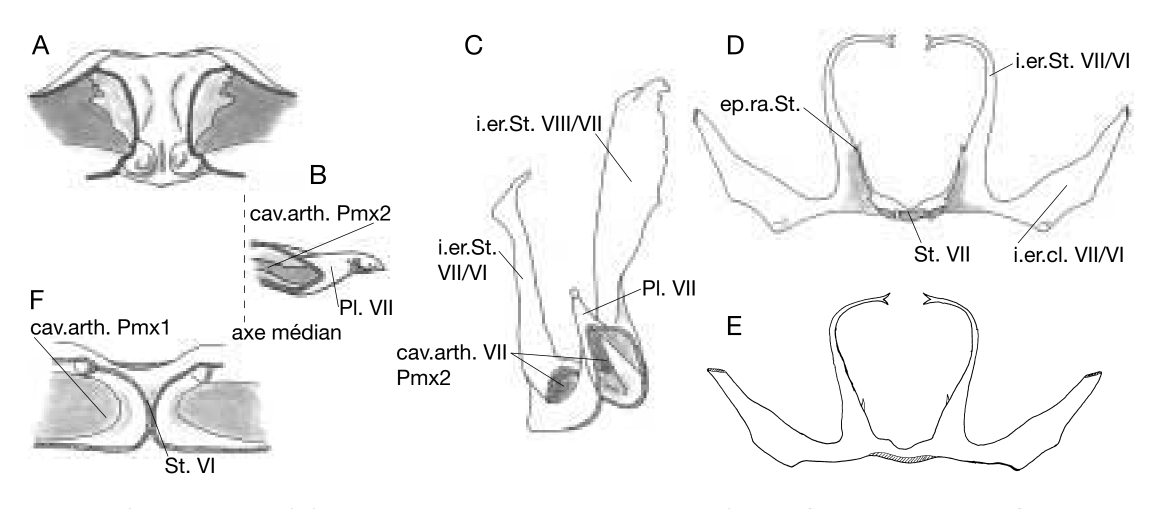


FIG. 66. — Segment de Pmx2 (VII) ; **A**, sternite, vue ventrale ; **B**, pseudopleurite ; **C**, vue latérale du segment VII isolé ; **D**, cloison antérieure, vue postérieure ; **E**, vue antérieure ; **F**, sternite de VI (Pmx1).

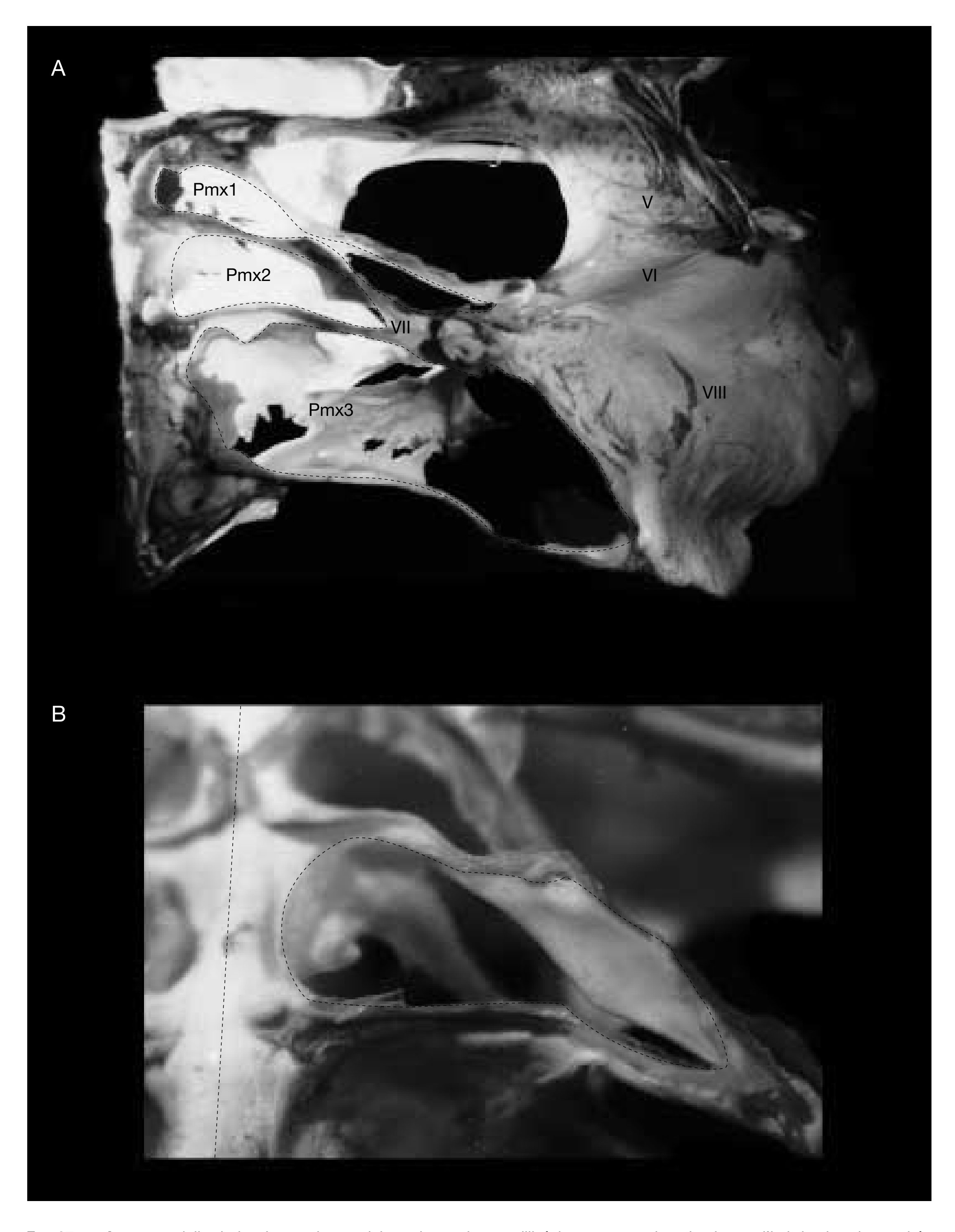


Fig. 67. — **A**, vue partielle droite du squelette axial au niveau des maxillipèdes, montrant les pleurites et l'imbrication des cavités arthrodiales ; **B**, cavité arthrodiale de VII dépourvu de pleurite vrai. Axe médian en tiret.

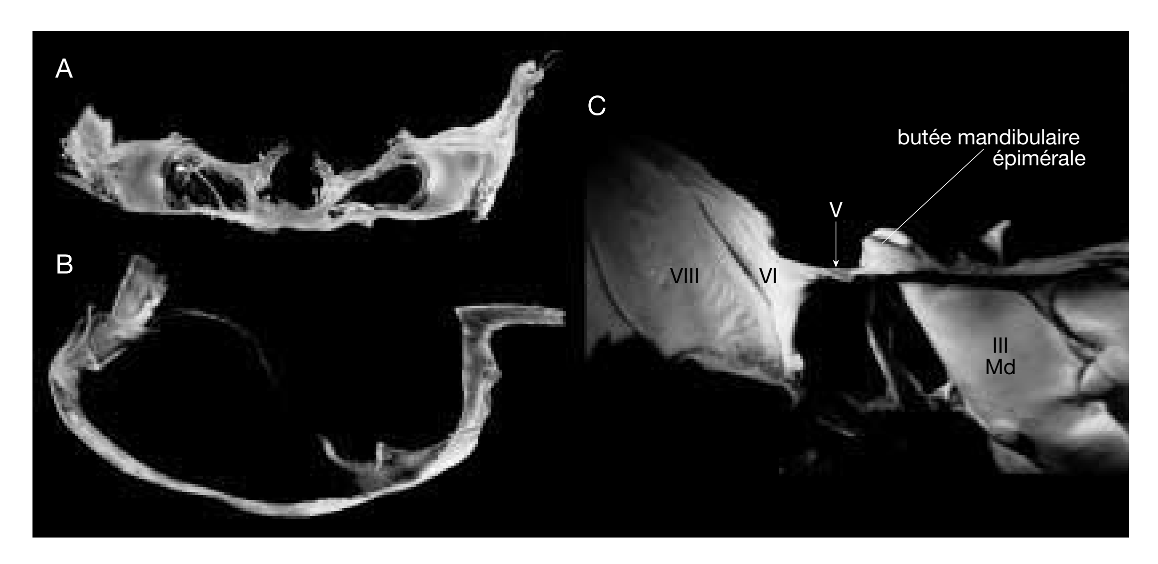


Fig. 68. — **A**, vue ventrale du segment V (Mx2) ; **B**, vue latérale du céphalothorax après prélèvement du squelette axial, montrant la face interne de l'épimère branchio-stégial très calcifié au niveau de la butée mandibulaire qu'elle comporte ; **C**, vue latérale partielle des pleurites VIII (Pmx3), VI (Pmx1), V (Mx1) lequel, horizontal, n'est pas visible, et III (base de la mandibule), qui cache le pleurite IV (Mx1) très réduit.

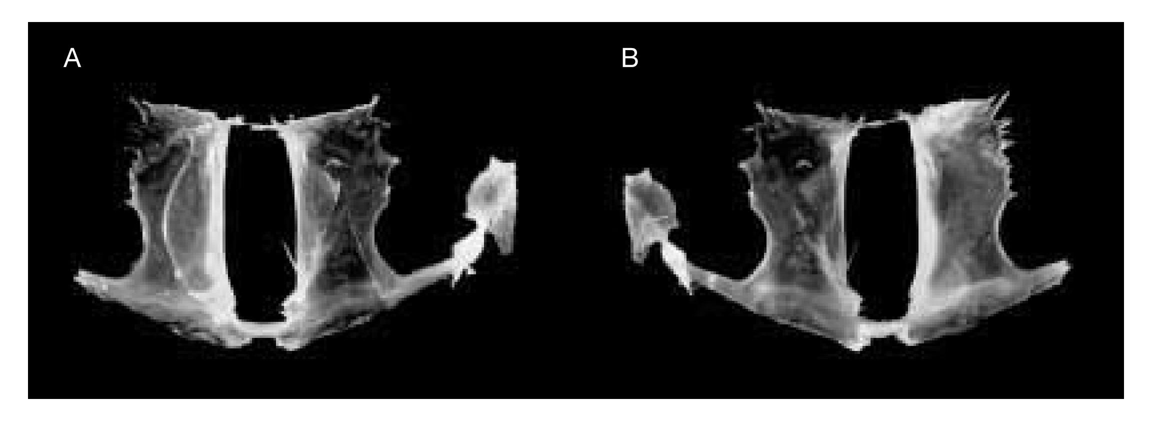


Fig. 69. — Intercloison antérieure de VII (Pmx2) ; **A**, vue postérieure ; **B**, vue antérieure.

La vue antérieure de la cloison postérieure ne présente aucune différence avec la face postérieure (Fig. 69).

Intercloison antérieure VII/VI

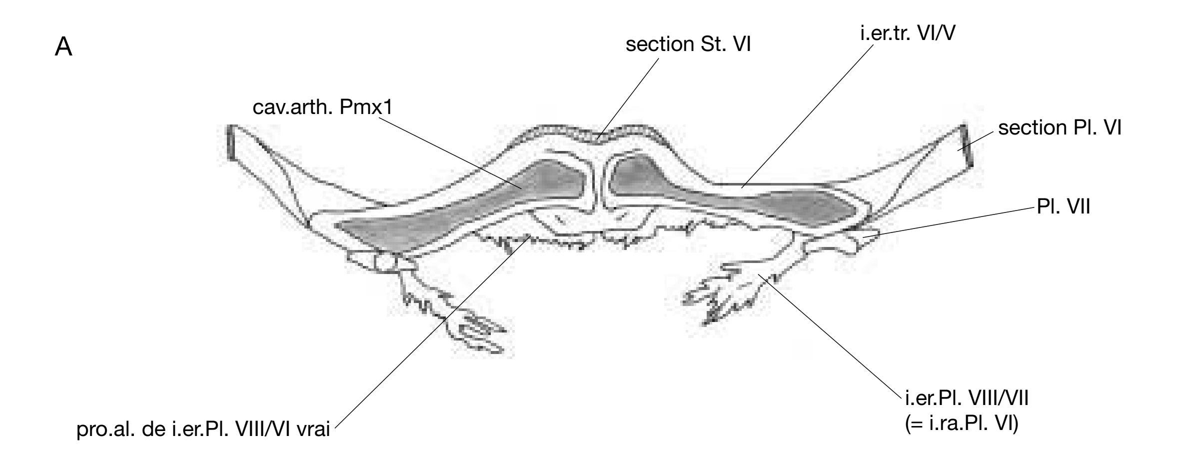
Vue postérieure (Fig. 66D)

Elle est également réduite aux intérosternites. Ceux-ci se présentent comme deux minces piliers qui, en s'élevant, s'écartent légèrement l'un de l'autre, puis s'incurvent en s'amincissant et se dirigent l'un vers l'autre sans se rejoindre. Leur extrémité forme une pointe bifide.

La région antérieure du sternite se prolonge le long de la base de ces piliers où s'individualisent deux courtes et fines épines intrasternales.

Vue antérieure (Fig. 66E)

Semblable à sa face postérieure, elle a la même découpe et on y aperçoit l'extrémité pointue des épines intrasternales.



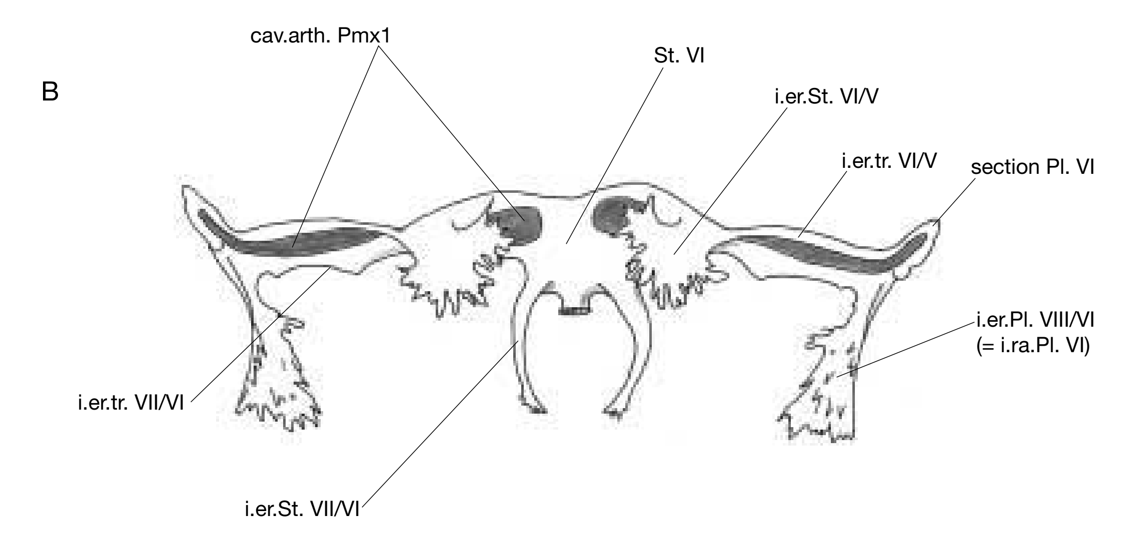


FIG. 70. — Segment de Pmx1 (VI) ; **A**, vue ventrale, pleurite sectionné ; **B**, vue dorsale.

Liaisons phragmales

Les extrémités supérieures des intérosternites de ces cloisons ne s'accrochent pas entre elles, mais elles sont recouvertes et accrochées par les processus aliformes du segment VIII.

En conséquence, il n'existe pas de liaisons apicales des phragmes de VII.

LE SEGMENT VI : PORTEUR DU 1er THORACOPODE (= PMX1) (Figs 70-75)

Une des particularités du segment VI est la position de son pleurite par rapport au plan pleural général des segments thoraciques. Jusqu'au segment VIII, ils se succèdent côte à côte dans un plan

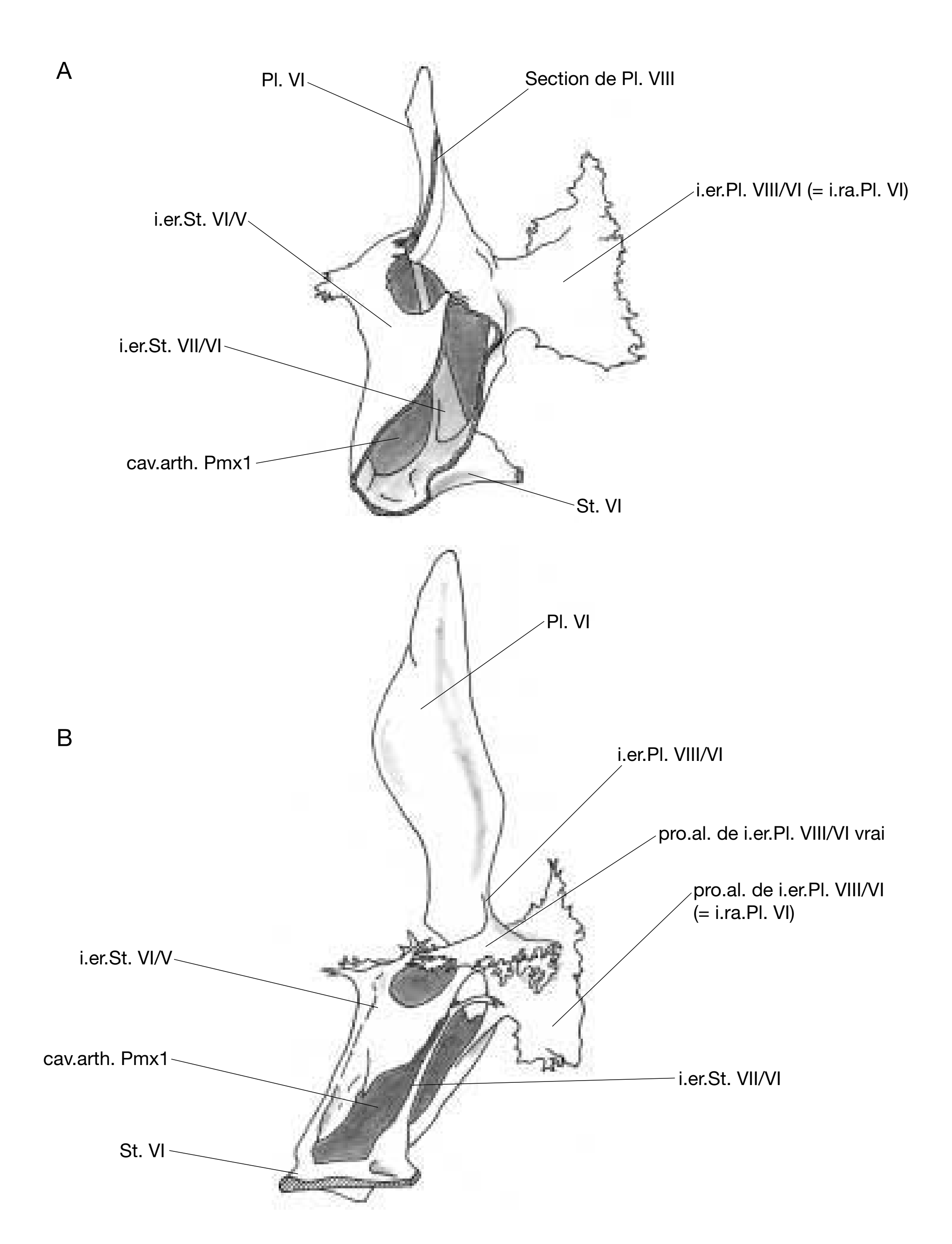
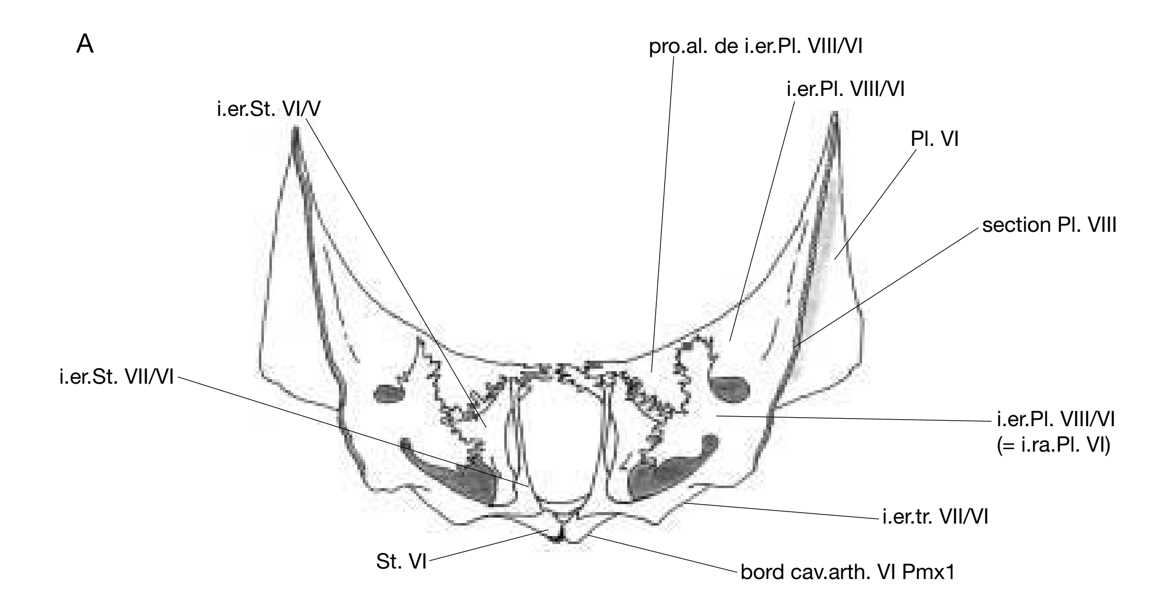


FIG. 71. — Segment de Pmx1 (VI), coupe sagittale ; **A**, vue externe ; **B**, vue interne.

vertical et les deux alignements pleuraux symétriques sont parallèles l'un à l'autre. Nous avons vu que le pleurite du segment VII était presque inexistant et qu'il n'affleurait pas la paroi latérale du thorax. Le segment VI possède un pleurite, mais l'orientation de celui-ci est subperpendiculaire, par rapport au



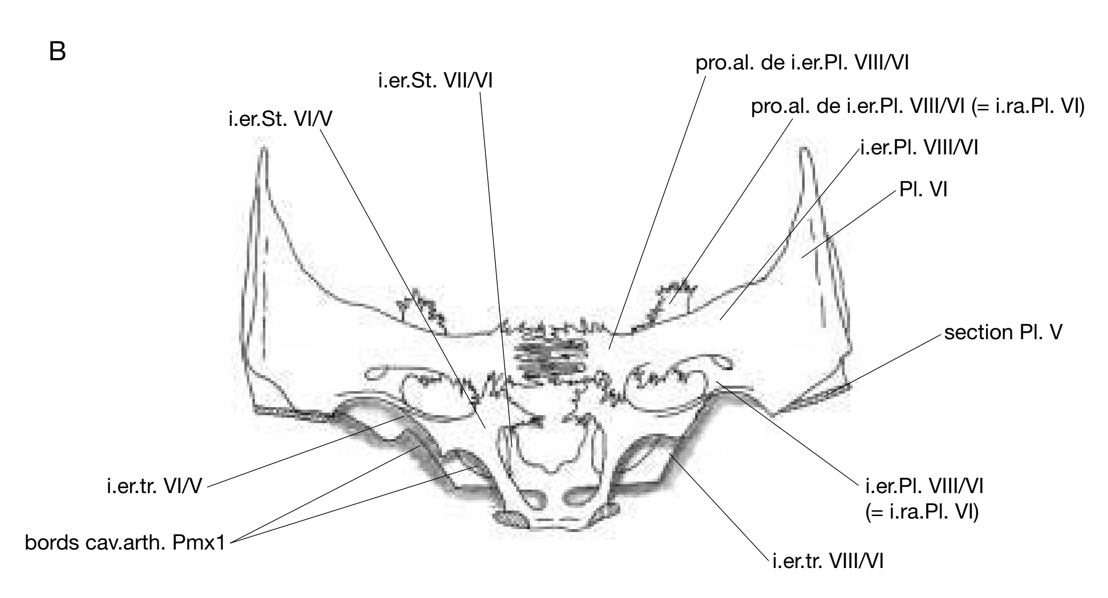


FIG. 72. — Segment de Pmx1 (VI) ; **A**, vue postéro-antérieure du segment ; **B**, vue antéro-postérieure.

plan transversal, à celle de son voisin postérieur (le pleurite de VIII), ce qui provoque un élargissement de la région céphalique. Et il n'est accolé à ce pleurite VIII que sur la moitié environ de la hauteur de celui-ci. C'est donc avec ce premier segment thoracique, porteur du premier maxillipède, que s'amorcent les transformations de la céphalisation.

STERNITE (FIGS 66F ; 70A)

Contrairement au segment VII, le sternite de VI est extrêmement réduit. Il est pratiquement inexistant, car les deux bords proximaux des cavités arthrodiales se jouxtent en avant de l'extrémité antérieure du sternite VII. Ces cavités arthrodiales sont très étroites dans le sens postéro-antérieur

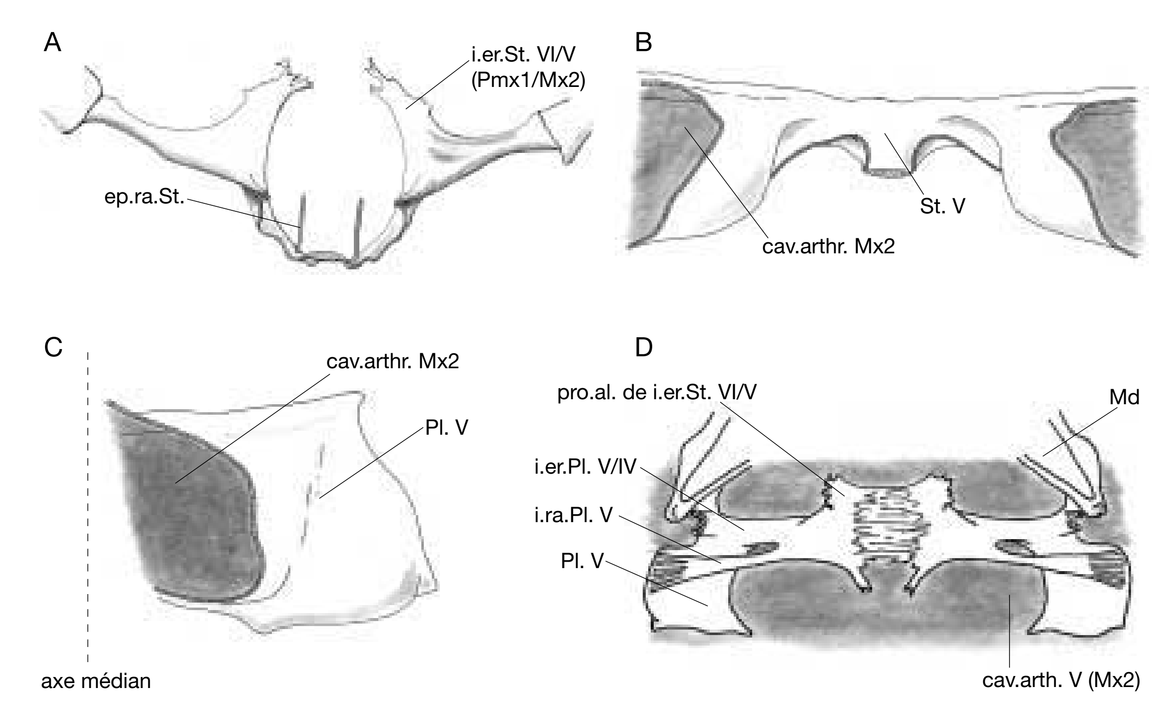


FIG. 73. — **A**, segment de Pmx1 (VI), cloison antérieure partielle du segment ; **B**, **C**, segment de Mx2 (V) ; **B**, sternite vue ventrale ; **C**, pleurite horizontal de V (Mx2) ; **D**, vue dorso-ventrale de l'arceau endocéphalique de V chez lequel pleurite, intéro- et intrapleurite et processus aliformes des intérosternites sont sur le même plan horizontal.

et très larges dans le sens transversal du thorax (Figs 63B ; 74B). Sur le bord antérieur de ces cavités, de chaque côté de l'axe sternal se trouve un tubercule qui est le cotyle articulaire de l'appendice, cotyle qui se trouve donc être inter-trabéculaire. Ces trabécules sont assez hautes dorso-ventralement.

On ne distingue plus d'arthrosternite, mais de courtes et faibles épines intrasternales se détectent chez certains individus.

PLEURITE (FIG. 74A)

Contrairement au segment VII qui possédait un large sternite et aucun pleurite, le segment VI possède un pleurite assez important.

Son bord postérieur n'est pas jointif de celui, inexistant, de VII, mais de celui de VIII, le long de la moitié inférieure de celui-ci, car il est beaucoup moins haut que ce dernier.

Le plan de ce pleurite VI est, nous l'avons dit, *perpendiculaire* à celui de VIII. Son extrémité inférieure est extrêmement étroite, bordant la partie distale de l'étroite cavité arthrodiale. Sa limite avec le pleurite V n'est marquée par aucun intéropleurite car l'axe du pleurite V se trouve, à son tour, dans une direction perpendiculaire à celui de VI, mais, cette fois, par rapport au plan horizontal.

Ce pleurite émet un phragme dirigé vers l'arrière, dont le feuillet postérieur n'est pas un sclérite appartenant au segment VI, mais appartenant au segment VIII. C'est donc un phragme VIII/VI. Très développé, il s'anastomose, en arrière, aux phragmes intéropleuraux et intérosternaux de VIII. Il ressemble, par son aspect, son orientation et son rôle, aux intrapleurites des segments thoraciques postérieurs, mais en raison de son appartenance à deux métamères différents, ce phragme est *intersegmentaire*. Et il passe à travers « l'espace métamérique » de VII par dessus la cavité arthrodiale de celui-ci (Figs 71 ; 72).

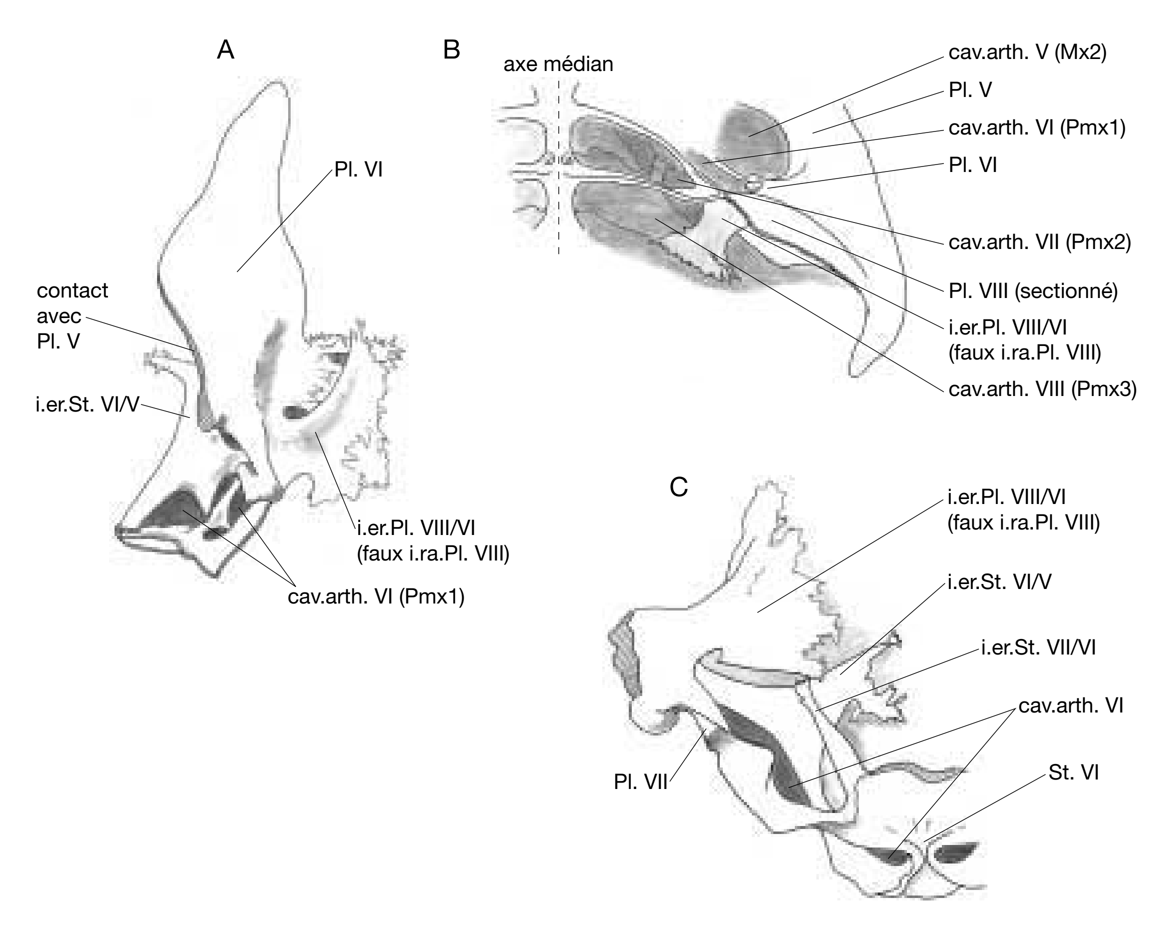


FIG. 74. — **A**, vue latérale externe de VI avec son faux « intrapleurite » commun à VIII ; **B**, vue ventro-dorsale des pleurites et des cavités arthrodiales de VIII, VII et VI ; **C**, vue antéro-postérieure partielle de VI.

INTERCLOISON POSTÉRIEURE VII/VI (FIG. 75A)

Étant donné la forte calcification des téguments de ce segment et sa très petite taille, il n'a pas été possible de décoller les feuillets des cloisons sans détruire la préparation.

L'intercloison postérieure de VI est constituée, d'une part de l'intérosternite de VI commun à VII/VI (deux minces colonnes dont l'extrémité supérieure est pointue et un peu déchiquetée) et, d'autre part, d'un intéropleurite très particulier.

En effet, cet intéropleurite est, en quelque sorte, double. Dans sa région supérieure, il est très allongé transversalement dans le métamère et jointif sur l'axe médian avec les extrémités de l'intérosternite antérieur. Cet intéropleurite n'a aucun contact avec les téguments du segment VII, dépourvu de pleurite.

INTERCLOISON ANTÉRIEURE VI/V (FIG. 73A)

Commune à V, celle-ci présente un intérosternite beaucoup plus développé que l'intérosternite postérieur et forme une lame, large à sa base, devenant plus étroite vers le haut, où il se termine par un processus aliforme déchiqueté, qui s'accroche aux processus aliformes de l'intéropleurite « supérieur » de la cloison postérieure et à ceux des intérosternites.

La cloison antérieure de VI ne possède pas d'intéropleurite avec le segment V dont le pleurite est sub-horizontal.

Trabécules

Il est à noter que les intertrabécules de VI présentent une particularité : le feuillet VI de celles-ci, aussi bien du côté postérieur que du côté antérieur du segment, est respectivement beaucoup moins élevé que le feuillet VII et le feuillet V avec lesquels il borde la cavité arthrodiale.

La trabécule antérieure présente un décrochement accentué au niveau du cotyle articulaire.

LA CÉPHALISATION

La céphalisation des malacostracés est une notion plus ou moins occultée par deux éléments, l'un matériel, l'autre de nature terminologique.

L'un d'eux, l'élément matériel, est la carapace, qui recouvre uniformément la tête et le thorax, sans distinction apparente l'un de l'autre.

Le deuxième élément, d'ordre terminologique, découle du premier. C'est le terme « céphalothorax ».

Le céphalothorax n'existe, chez les malacostracés, qu'au niveau de la carapace et non à celui de l'organisation squelettique métamérique, bien qu'elle utilise les mêmes sclérites, au moins partiellement, tout le long du corps. Mais la tête des malacostracés les utilise différemment. Leur disposition et surtout les zones articulaires qu'ils présentent entre eux sont extrêmement modifiées.

Les trois métamères porteurs des « mandibules », des maxillules et des maxilles constituent un ensemble très particulier, à la fois très soudé et en même temps présentant de vastes zones membraneuses, ensemble qu'il convient, pensons-nous, d'étudier conjointement car il s'agit bien là d'une formation « à part ». Couronnée si l'on peut dire, par les deux paires d'antennes et les yeux, elle constitue une tête proprement dite.

D'ailleurs, si le squelette d'une forme macrourienne présente un aspect linéaire, on observe, chez les formes plus évoluées que sont les brachyoures, une sorte d'étranglement du squelette au niveau des premiers thoracopodes, après quoi s'élargit le squelette céphalique, bien distinct du squelette thoracique.

Ainsi, si nous nous référons toujours au schéma de base du squelette d'un métamère, celui-ci nous permettant d'identifier les sclérites qui composent la tête d'un malacostracé, nous devrons admettre que le phénomène de céphalisation introduit une autre « règle du jeu » entre ces sclérites que celle qui a présidé à leur organisation dans le reste du corps.

LE SEGMENT V : PORTEUR DE LA 2e MAXILLE (= MX2) (Figs 76-78)

Le segment V est le dernier segment céphalique dans la numérotation habituelle des métamères. Il est le premier segment céphalique que nous rencontrons dans l'ordre postéro-antérieur qui est celui de notre analyse.

À partir de ce niveau, la céphalisation a bouleversé le plan initial des constituants que nous avons identifiés dans le squelette axial des métamères thoraciques et c'est par homologie avec ces derniers que nous pourrons les reconnaître dans les structures des segments céphaliques. Aucun n'est répétitif, ils sont tous différents les uns des autres.

Sur le plan squelettique, la tête d'un décapode macrourien montre, après ablation de l'estomac, un grand espace vide dont tous les éléments du squelette constituent ensemble le « plancher ».

Cette disposition horizontale des constituants des métamères, constituants qui étaient tous plus ou moins perpendiculaires les uns aux autres dans le thorax, est une modification essentielle par rapport au plan initial que nous avons mis en évidence précédemment et pour lequel nous avons précisé une terminologie.

L'autre caractère essentiel de la céphalisation squelettique par rapport à l'organisation thoracique est le déplacement des zones d'insertion (et d'articulation sur le corps) des appendices. La calcification de certains des constituants de ces zones et la décalcification de certains autres rendent leur identification plus difficile à percevoir. Cette difficulté se rencontre dès l'étude du sternite du premier segment céphalique que nous rencontrons.

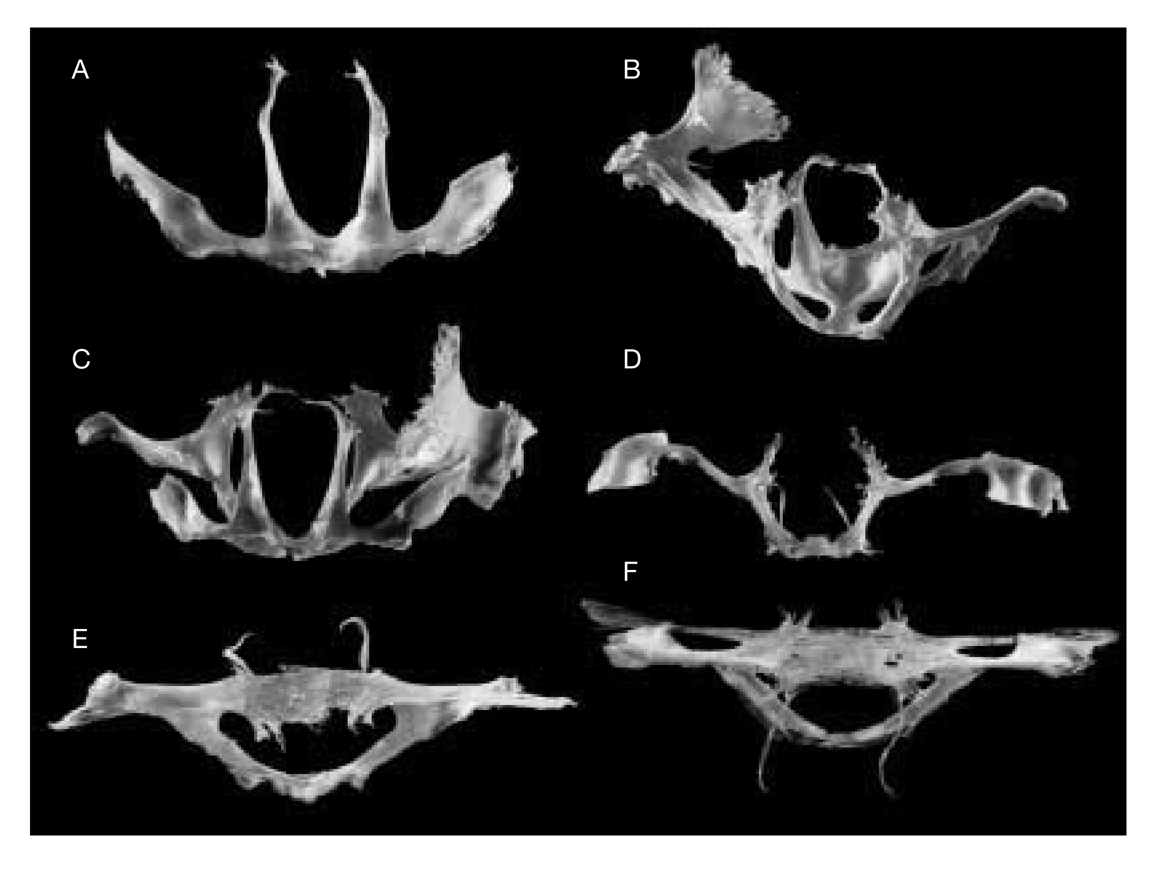


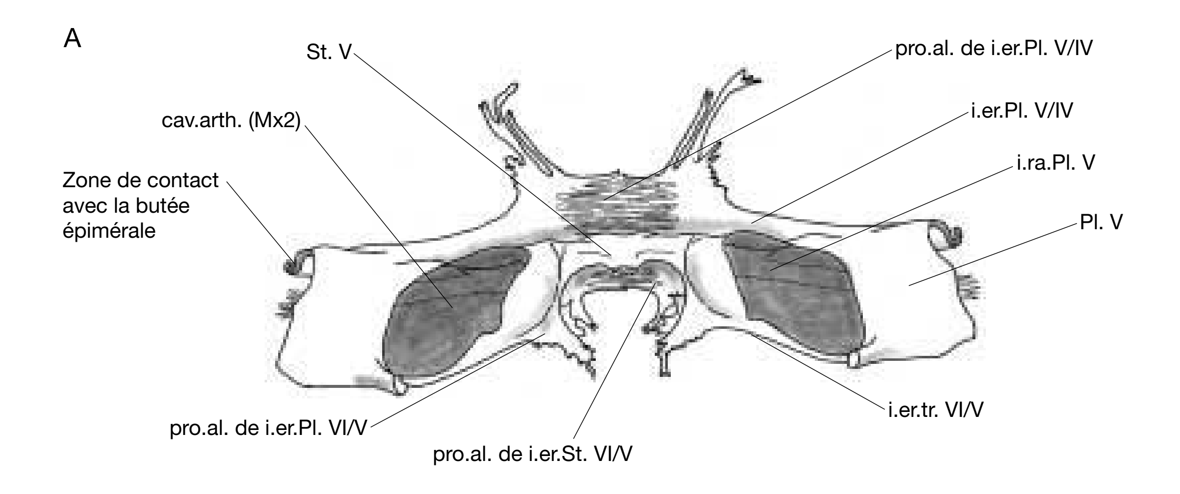
FIG. 75. — **A**, cloison postérieure de VI ; **B**, vue antéro-postérieure de VI ; **C**, vue postéro-antérieure partielle de VI ; **D**, intercloison VI/V, pleurite V horizontal partiel ; **E**, vue antéro-postérieure de l'arceau endocéphalique VI/V ; **F**, vue postéro-antérieure de l'arceau.

STERNITE (FIGS 73B ; 76A)
Il est réduit à une barre transversale assez courte dont la largeur est difficile à évaluer car elle fait corps avec la membrane articulaire de l'appendice dans sa partie distale où cette membrane est très fortement calcifiée et globuleuse.

PLEURITE (FIG. 73C)
Il est en forme d'étrier, subquadrangulaire, son bord externe bordé, comme tous les autres pleurites, par la membrane épimérale, très courte à ce niveau. Son plan est horizontal par rapport à celui de l'animal. Son axe est donc perpendiculaire à celui de VI. Sa position horizontale élargit la « carrure » du squelette, en vue dorso-ventrale, ce qui n'apparaît pas lorsque la carapace est en place, le branchiostège laissant un espace entre lui et les pleurites thoraciques pour constituer la chambre branchiale.

PHRAGMES
Ils se trouvent eux aussi en position horizontale et leur imbrication avec ceux de VI est assez complexe comme le montre l'étude des intercloisons.

INTERCLOISON POSTÉRIEURE VI/V (FIG. 75B)
Elle est réduite à deux piliers convergeant vers l'axe médian mais sans l'atteindre. Ces piliers sont le résultat de la fusion d'un intéropleurite longeant la cavité arthrodiale et d'un mince élément intérosternal qui borde le pilier du côté interne. La base de ce pilier est issue de l'excroissance globuleuse, mi-membraneuse, mi-calcifiée, qui



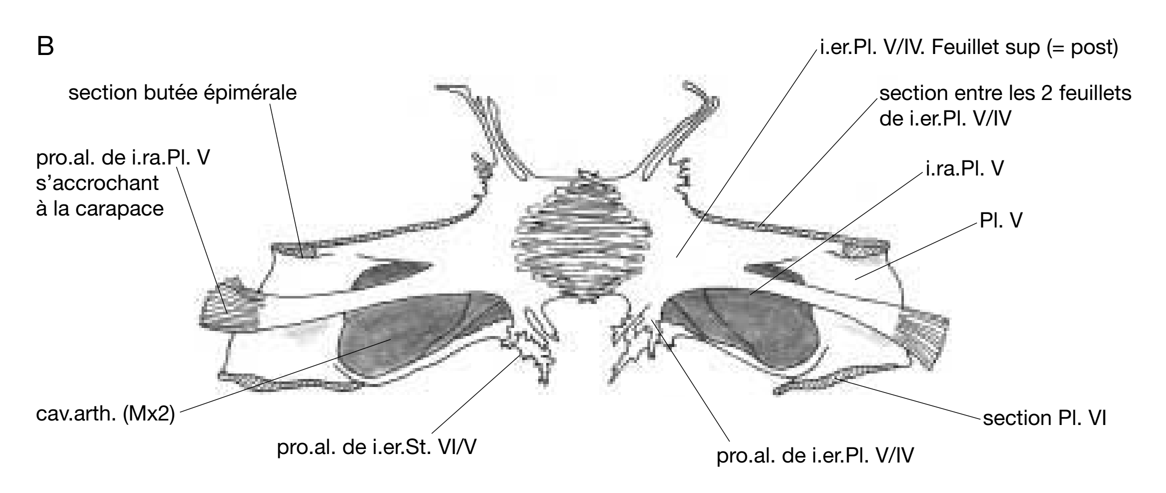


FIG. 76. — Segment de Mx2 (V) ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale.

prolonge la membrane articulaire de V, « s'intercalant » entre la base de l'appendice et le sternite. L'extrémité supérieure de ces deux piliers se termine par deux processus aliformes en plateaux très déchiquetés qui ne s'accrochent pas l'un à l'autre, mais aux phragmes de l'intercloison antérieure.

INTERCLOISON ANTÉRIEURE V/IV (FIG. 78A)
Elle est la plus robuste et la plus complexe de la série segmentaire dont elle est également la dernière cloison, dans le sens postéro-antérieur de notre étude. Antérieurement à elle, aucun sclérite ne s'élève dans le corps pour cloisonner l'espace céphalique. Son rôle de cloison est d'ailleurs déjà réduit, car il ne présente qu'une faible surface transversale. En effet, l'étroit sternite émet deux piliers intérosternaux assez minces, laissant une large échancrure entre eux, portant sur leur bord interne une petite épine intrasternale située aux deux tiers environ de leur longueur.
Au-delà de cette épine, le sclérite intérosternal rejoint l'intéropleurite. Celui-ci, issu du pleurite (horizontal), n'est en position verticale que sur un très court trajet. Il subit une torsion qui le ramène en position horizontale dans le prolongement du pleurite. Il est alors très élargi et il émet un

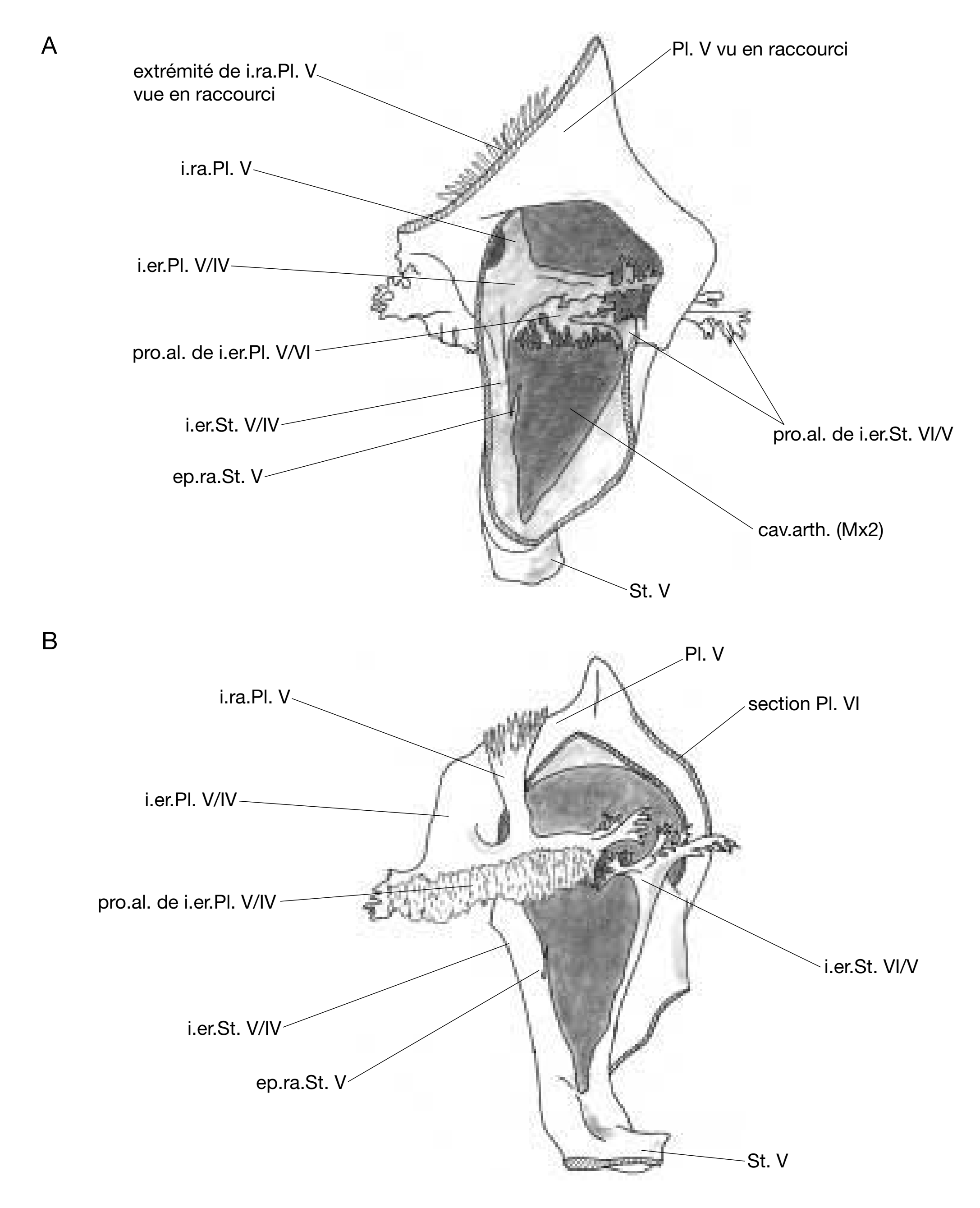
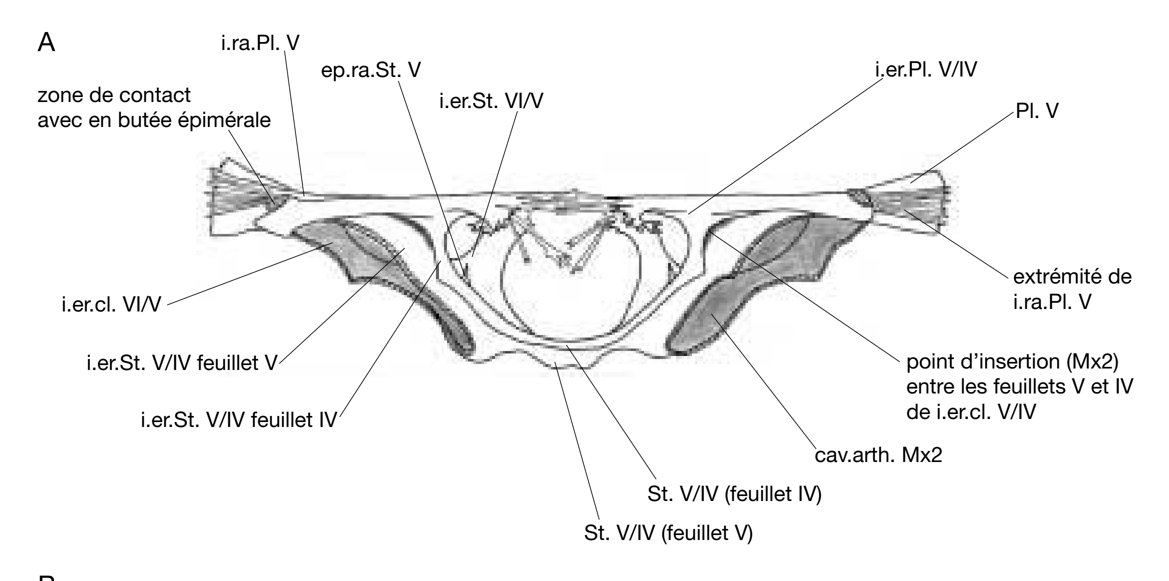


FIG. 77. — Segment de Mx2 (V), coupe sagittale ; **A**, vue externe ; **B**, vue interne.

processus aliforme très important et très long qui s'anastomose à son symétrique pour former un vaste plateau d'apparence très « soudée », de forme sub-rectangulaire, avec des prolongements déchiquetés à chacun de ses angles. Les deux prolongements des angles postérieurs s'accrochent aux processus aliformes des intérosternites de la cloison postérieure de V, comme à ceux du





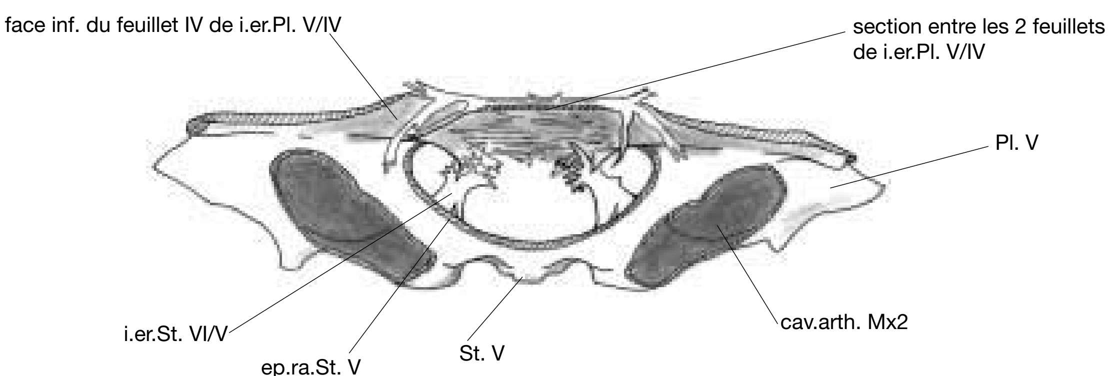


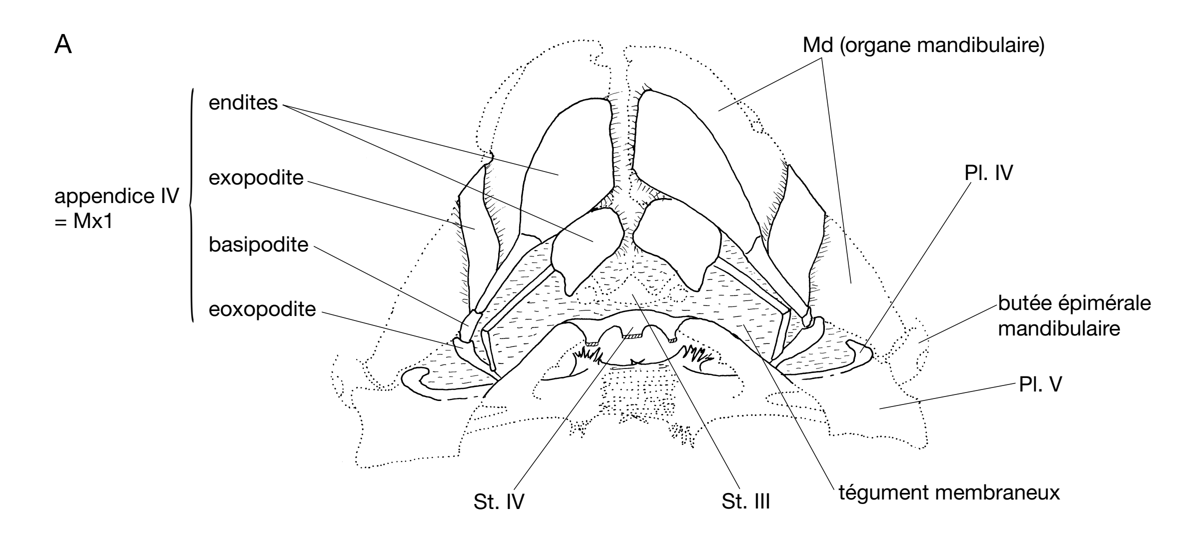
FIG. 78. — Segment de Mx2 (V), vue antéro-postérieure ; **A**, feuillet IV en place ; **B**, feuillet IV prélevé.

segment VII. La coupe sagittale (Fig. 77B) en vue interne montre la torsion de cet intérosternite.

L'intéropleurite de V présente une autre originalité par rapport aux segments thoraciques : la torsion qui l'amène en position horizontale le fait basculer d'avant en arrière, ce qui fait que le feuillet V du phragme, qui se trouverait sans cela sur la face postérieure du phragme, se trouve sur la face supérieure du plateau qu'il constitue avec le feuillet du segment IV situé en dessous.

Le feuillet V de l'intéropleurite V/IV émet un intrapleurite. Celui-ci ne se dirige pas vers l'arrière comme c'est le cas sur les segments thoraciques, mais latéralement. Il se prolonge par un long pédoncule terminé par une zone déchiquetée en forme de pinceau qui s'accroche à l'épimère calcifié de la chambre prébranchiale, assurant la solidité bilatérale du squelette.

Ces dispositions de la région pleurale de V au niveau de ses pleurites, de ses intéropleurites et de ses intrapleurites ne pouvaient se « décrypter » que par l'étude approfondie des constituants des segments thoraciques et de leurs progressives déformations. Celle-ci est reconstituée sur les Figures 80C-E ; 81 ; 84E, F.



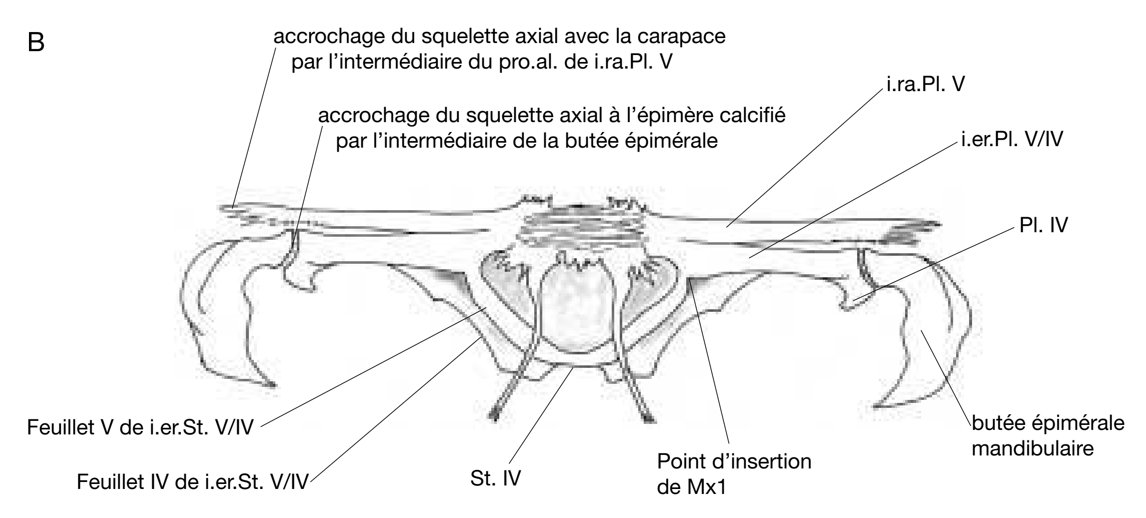


FIG. 79. — Segment de Mx1 (IV) ; **A**, vue ventrale du segment avec son pleurite réduit accolé à celui de V, l'appendice Mx1 est accolé au pleurite de l'organe mandibulaire ; **B**, vue antéro-postérieure de IV dont l'intéropleurite V/IV est soudé à la butée mandibulaire par un coussinet épiméral. L'implantation du coxopodite de Mx1 se fait entre les feuillets V et IV de l'intérosternite écartés l'un de l'autre au niveau de la jonction avec l'intéropleurite V/IV.

LE SEGMENT IV : PORTEUR DE LA 1re MAXILLE OU MAXILLULE (MX1) (Figs 79-84)

Les formations squelettiques des métamères V et IV, porteurs des appendices céphaliques, maxille et maxillule, sont indissociables l'une de l'autre. Ils constituent ensemble ce que nous avons nommé l'« arceau endocéphalique ». Celui-ci, avec la « butée mandibulaire » à laquelle il est soudé, assure la cohésion du squelette axial et de la carapace d'où l'extrême calcification de ses composants. Le renversement des plans de l'arceau endocéphalique les uns par rapport aux autres, rend presque impossible l'illustration individuelle du segment IV. Celui-ci ne peut être isolé du segment V (dont le feuillet intéropleural est situé, non pas dans un plan antérieur, mais sur un plan supérieur à celui de IV), en raison de l'hypercalcification de l'intéropleurite et de l'intérosternite de ce segment. Il ne

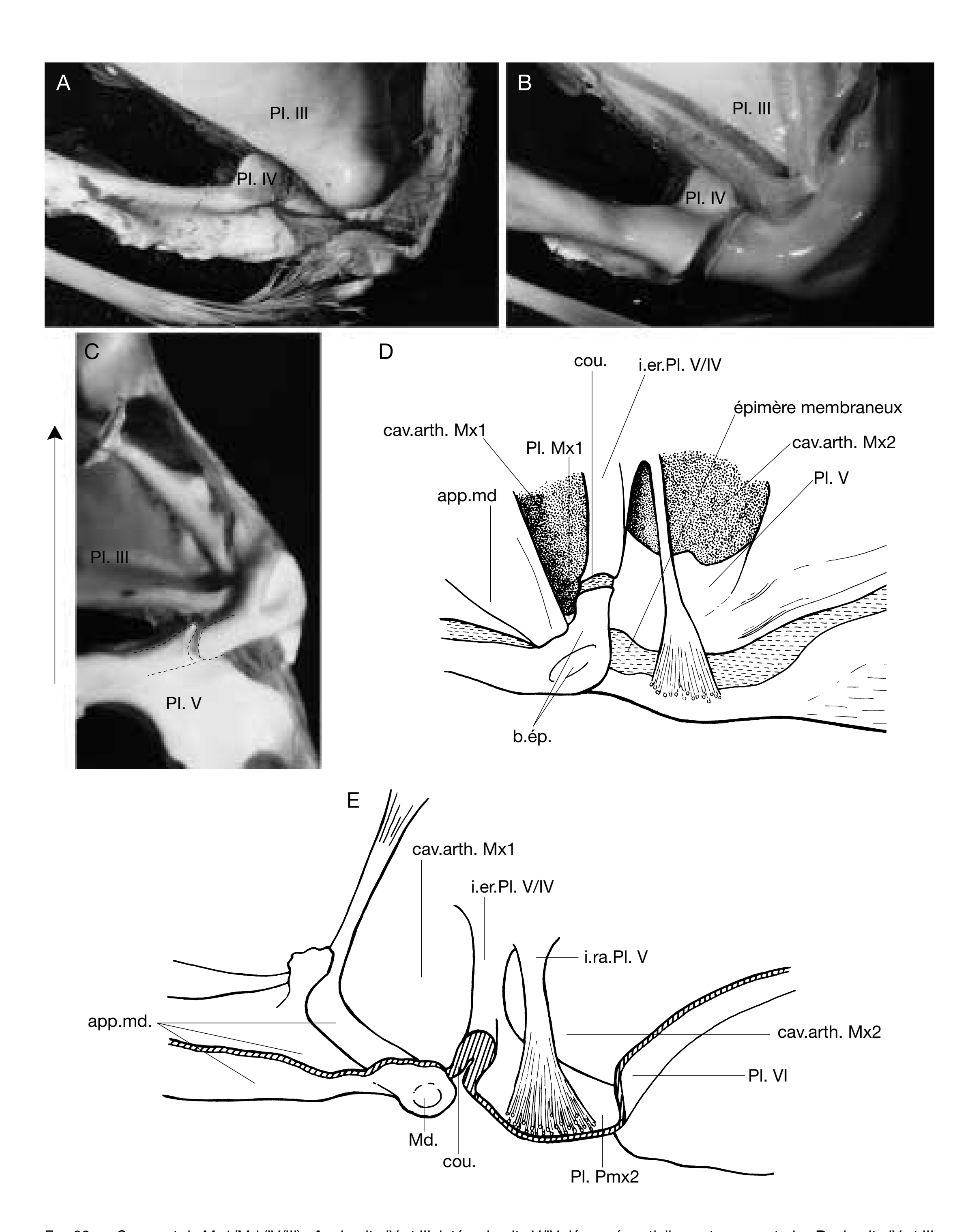


FIG. 80. — Segment de Mx1/Md (IV/III) ; **A**, pleurite IV et III, intéropleurite V/IV découpé partiellement, vue ventrale ; **B**, pleurite IV et III avec la butée mandibulaire, intéropleurite conservé, vue dorsale ; **C**, pleurite V et la butée mandibulaire montrant la liaison avec l'intéropleurite V/IV ; **D**, schéma explicatif de la Fig. 83, butée mandibulaire en place ; **E**, butée mandibulaire prélevée.

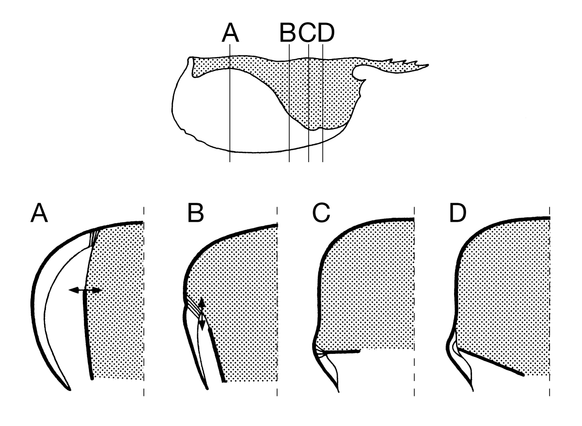


FIG. 81. — Schéma, en coupe transversale, des transformations d'un segment thoracique (**A**), en un segment mandibulaire (**D**), en raison de l'abaissement du contact carapace/squelette axial.



FIG. 82. — La région gnathale céphalique du squelette axial en vue dorsale.

peut pas pas non plus être isolé du segment III, en raison de l'absence d'intercloison entre ces deux segments.

STERNITE (FIGS 79A ; 84A)
La logique permet de considérer que le rebord antérieur du repli constituant le sternite V appartient à IV. En avant de cet étroit rebord s'étend une courte région membraneuse constituant une partie sternale centrale prolongée latéralement et ventralement par deux protubérances légèrement calcifiées par plaques qui évoquent un peu les « sabots » des segments thoraciques.
La limite antérieure du sternite se confond avec la limite postérieure du sternite mandibulaire qui est d'une grande complexité.

PLEURITE (FIGS 80A, B ; 84B, C)
Il est composé d'une très courte région triangulaire calcifiée et d'une large région membraneuse qui lui fait suite et dont la nature pleurale ou arthrodiale est indistincte. Il est en position horizontale, comme celui de V (Fig. 80A, B). La partie calcifiée forme un triangle arrondi à son extrémité externe (correspondant à l'extrémité supérieure sur les pleurites thoraciques). Ce triangle est bordé, postérieurement, par une longue bande également calcifiée, très étroite, qui est le feuillet IV de l'intéropleurite V/IV. De même, sur son bord antérieur, c'est une mince trabécule à peine calcifiée, qui prolonge le triangle pleural en formant un mince bourrelet le long d'une partie du bord postérieur de la « mandibule ».
En raison du mouvement de bascule qui a mis sur un même plan horizontal pleurites et intéropleurites, ce feuillet IV intéropleural n'est observable que sur la face inférieure ventrale de l'animal.
La région membraneuse pleuro-arthrodiale relie, vers l'axe médian, le bord incurvé du triangle pleural calcifié au feuillet intéropleural IV (postérieurement) et au mince bourrelet intéropleural de la mandibule (antérieurement).

CAVITÉ ARTHRODIALE (FIG. 84D, E)
La définition de la cavité arthrodiale de IV pose un problème. Une particularité du segment IV est le développement, encore plus important que sur V, du tégument de jonction souple qui occupe tout l'espace entre les bords postérieur et antérieur du métamère. Une autre particularité réside dans le fait que cette membrane souple n'est pas seulement la liaison entre le coxopodite de l'appendice et le squelette axial du métamère, mais qu'elle borde tous les articles de la base de l'appendice, les noie, en quelque sorte, les reliant les uns aux autres.
On ne peut, dans l'état actuel des connaissances, définir avec certitude les limites de la cavité arthrodiale proprement dite. Mais ce que l'on observe avec précision, c'est le point de départ du

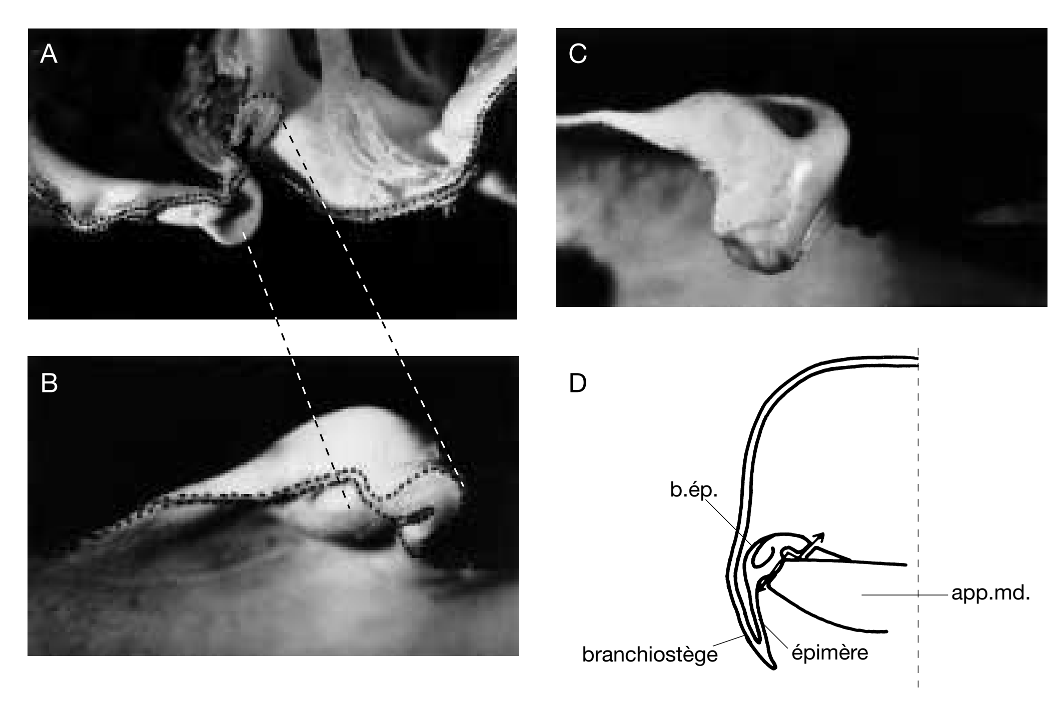


FIG. 83. — **A**, **B**, processus de liaison du squelette axial avec la carapace par l'intermédiaire de la butée épimérale ; **C**, butée mandibulaire isolée ; **D**, schéma du processus de liaison sur une coupe transversale au niveau mandibulaire.

coxopodite de Mx1 : il s'insère dans la profonde et étroite cavité résultant de l'écartement des feuillets V et IV de l'intercloison postérieure du métamère, au point de rencontre des intérosternites et intéropleurites V/IV. Le coxopodite de Mx1 est fortement « accroché » dans ce renfoncement et le reste de l'appendice est noyé dans la membrane qui borde le feuillet IV de l'intérosternite et de l'intéropleurite. La mobilité de Mx1 paraît faible, à l'exception du large endite rabattu au-dessus des paragnathes et dont le rôle filtrant au-dessus de l'œsophage doit être la principale fonction.

La limite de la cavité arthrodiale du côté axial se confond avec la structure sternale mandibulaire et sera étudiée avec cette dernière.

L'implantation de la maxillule constitue une « innovation » par rapport au mode d'insertion habituel des appendices dans les cavités arthrodiales. Celles-ci sont, en général, situées *entre* les cloisons qui séparent les métamères les uns des autres. C'est ce que l'on observe sur tous les métamères thoraciques et abdominaux.

Sur IV, cette cavité est située *à l'intérieur* de l'intercloison V/IV et son bord postérieur n'est autre que le feuillet V de l'intercloison. L'écartement des feuillets à ce niveau forme une sorte de petit tunnel au fond duquel est fortement implanté le coxopodite de la maxillule. Les articles de celle-ci sont enrobés dans la membrane articulaire. Ils sont ainsi reliés les uns aux autres, non pas seulement par leurs bords articulaires, mais encore (et ceci constitue également une « innovation ») latéralement, par la membrane qui les rend solidaires tous ensemble côte à côte.

La membrane qui enrobe l'appendice devient partie prenante de celui-ci : lorsqu'on décroche le coxopodite de son tunnel et qu'on enlève l'appendice, cette membrane est nécessairement prélevée avec lui. On peut alors observer l'espace demeuré béant dans le reste de la membrane. Cet espace béant représente-t-il la cavité arthrodiale proprement dite de Mx1, au sein de cette large membrane qui relie la cloison postérieure du segment IV au segment mandibulaire ? Les limites proximales et distales de cette éventuelle cavité

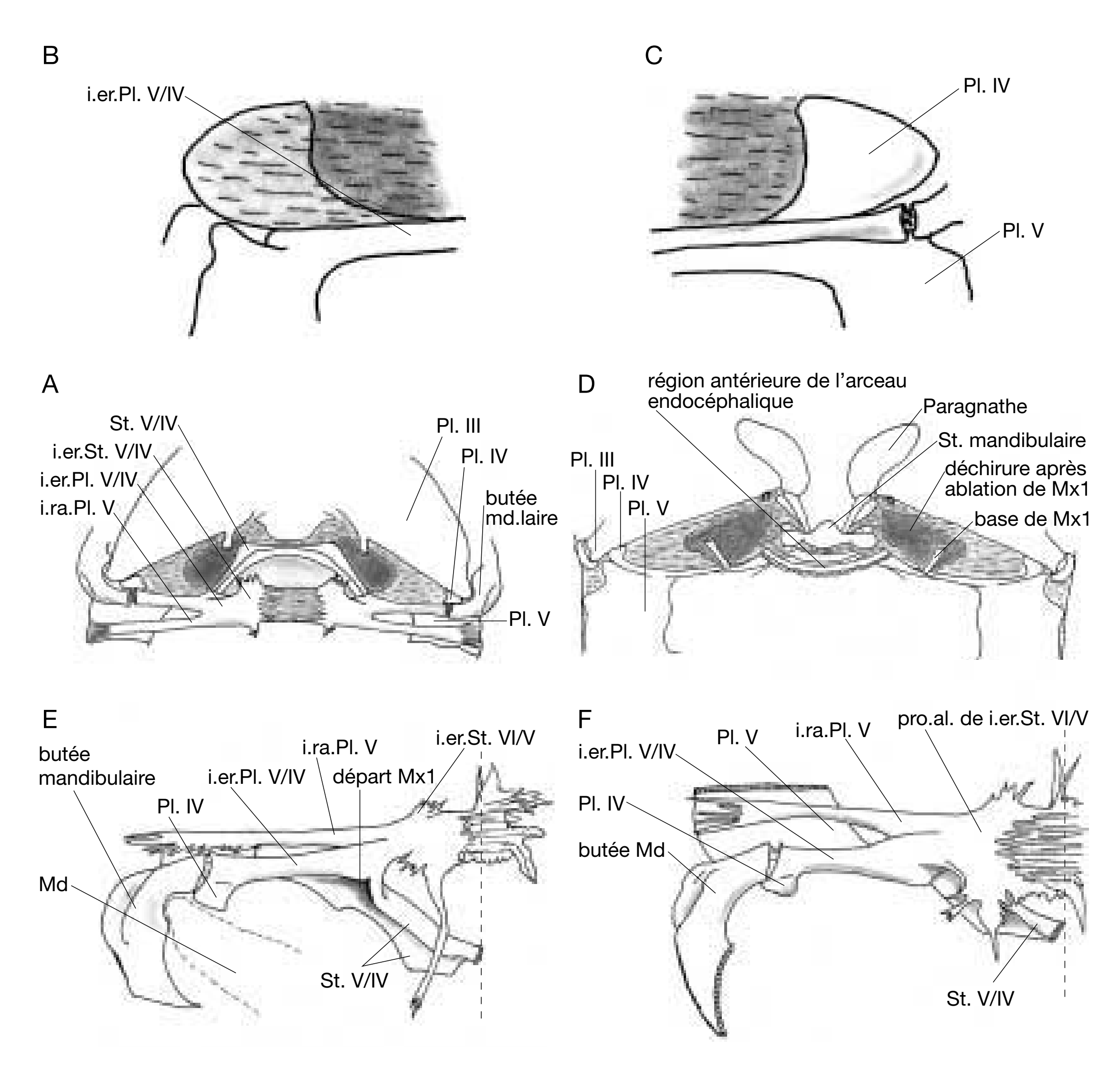


FIG. 84. — **A**, sternite et cavité arthrodiale de IV ; **B**, pleurite IV vue dorsale ; **C**, pleurite IV vue ventrale ; **D**, cavités laissées dans la membrane articulaire après prélèvement de Mx1 ; **E**, liaison de l'intéropleurite V/IV avec la butée mandibulaire montrant l'ouverture du tunnel d'insertion de Mx1, sur une vue antérieure de l'arceau endocéphalique ; **F**, vue subapicale de l'arceau.

arthrodiale se distinguent dans cette membrane. Car celle-ci présente un « renforcement » là où le basipodite était enrobé dans la membrane, du côté distal et là où un endite y était noyé, du côté proximal. C'est toujours à ces deux niveaux que se déchire la membrane lorsque l'on prélève l'appendice.

De part et d'autre de cette éventuelle cavité arthrodiale, on peut attribuer la partie la plus centrale de cette membrane souple au prolongement du sternite de IV et sa partie la plus latérale au prolongement membraneux de son pleurite. On doit toutefois noter qu'il est illogique d'attribuer le rôle de cavité arthrodiale à une surface correspondant à la quasi totalité des articles de l'appendice alors que c'est le point de départ de celui-ci, le lieu d'insertion de son coxopodite, qui doit justifier ce terme. De toutes façons, ce lieu

n'obéit pas ici aux règles de construction des métamères non céphaliques.

Une insertion intersegmentaire d'un appendice est une anomalie. Celle-ci se fait, cependant, ici, entre les deux feuillets d'un phragme intérosternal (Fig. 84E).

Il faut donc admettre que la céphalisation transpose l'emplacement et le rôle des constituants du squelette des métamères. Nous avons vu, au niveau thoracique, le résultat du télescopage des segments gnathaux, qui a abouti à la formation d'un phragme avec des feuillets appartenant à deux métamères qui n'étaient pas successifs (VIII/VI). Dans la tête, la concentration segmentaire pourrait être la cause de l'insertion d'un appendice dans la cloison qui sépare deux métamères.

On peut dire que, chez les malacostracés, un maxillule est un appendice *intersegmentaire*. Le métamère tout entier a essentiellement un rôle de liaison articulaire, étant entièrement occupé par la membrane souple qui enrobe son appendice, issu de son intercloison postérieure.

La quasi disparition de la région intéropleurale antérieure, réduite à une minuscule baguette à peine calcifiée le long de la « mandibule » est en liaison avec ce rôle qui permet l'extrême mobilité de la « mandibule » (Fig. 82).

Le segment IV n'est, en fait, qu'une large membrane articulaire entre l'arceau endocéphalique et la « mandibule ».

LE SEGMENT III OU SEGMENT MANDIBULAIRE : PORTEUR DE LA MANDIBULE (= MD) (Figs 85-88)

Il faut noter qu'il est totalement impossible de trouver une quelconque partie du squelette du segment mandibulaire ailleurs que dans la « mandibule » elle-même, qui fut toujours considérée comme étant seulement un appendice. *Mais elle n'est pas que cela*. En fait, si aucun sclérite d'origine mandibulaire ne se distingue ailleurs, c'est parce que la totalité du segment concourt à constituer cette « mandibule » : elle est le résultat de la fusion du pleurite, du sternite et de l'appendice régressé. Soudés ensemble, il forment ce large, important et puissant organe nommé « mandibule ».

Il n'y a plus de zone articulaire entre l'anneau (primitivement formé par sternite, pleurite et trabécules de liaison) d'une part, et l'appendice, d'autre part, puisque tous ces éléments sont soudés ensemble. En revanche, le tégument membraneux souple qui, dans les autres métamères, assurait la mobilité de l'appendice dans cet anneau, se trouve maintenant à l'extérieur de l'ensemble soudé : le segment mandibulaire présente une articulation périsegmentaire (Fig. 86).

Bien que soudées entre elles, on peut distinguer les différentes parties de cet ensemble qu'est l'*organe mandibulaire,* dont la partie gauche et la partie droite sont indissociables car reliées par la membrane œsophagienne issue de son sternite.

STERNITE (FIG. 85A, B)

Nous avons vu précédemment, au niveau du segment XII de la femelle de *Nephrops*, qu'un sternite pouvait se scinder en deux parties rendues mobiles en raison de la zone membraneuse qui les relie. Il en va de même au niveau du segment mandibulaire. Le sternite est en forme de U ouvert vers l'avant. Sa partie postérieure est une trabécule très mince, légèrement calcifiée mais souple (Fig. 87B). Les deux branches antérieures et latérales de cette formation en U sont larges, épaisses et hypercalcifiées. Elles prennent appui, antérieurement, sur le bourrelet qui borde, postérieurement, l'épistome avec lequel elles ne sont pas soudées, mais seulement reliées par la membrane œsophagienne. Ces barres sternales donnent naissance, ventralement, à l'excroissance molariforme des appendices qui leur sont soudés.

En effet, cet anneau ovale (dans le sens longitudinal), constitué par le sternite mandibulaire en U et le bord postérieur de l'épistome, est le point de départ subcirculaire de la membrane œsophagienne qui se dirige vers l'intérieur du corps mais qui, antérieurement, se « gonfle » vers l'extérieur pour former le labre. Cette membrane est continue, par conséquent, sur tout le pourtour de l'anneau et c'est elle qui assure la liaison des deux

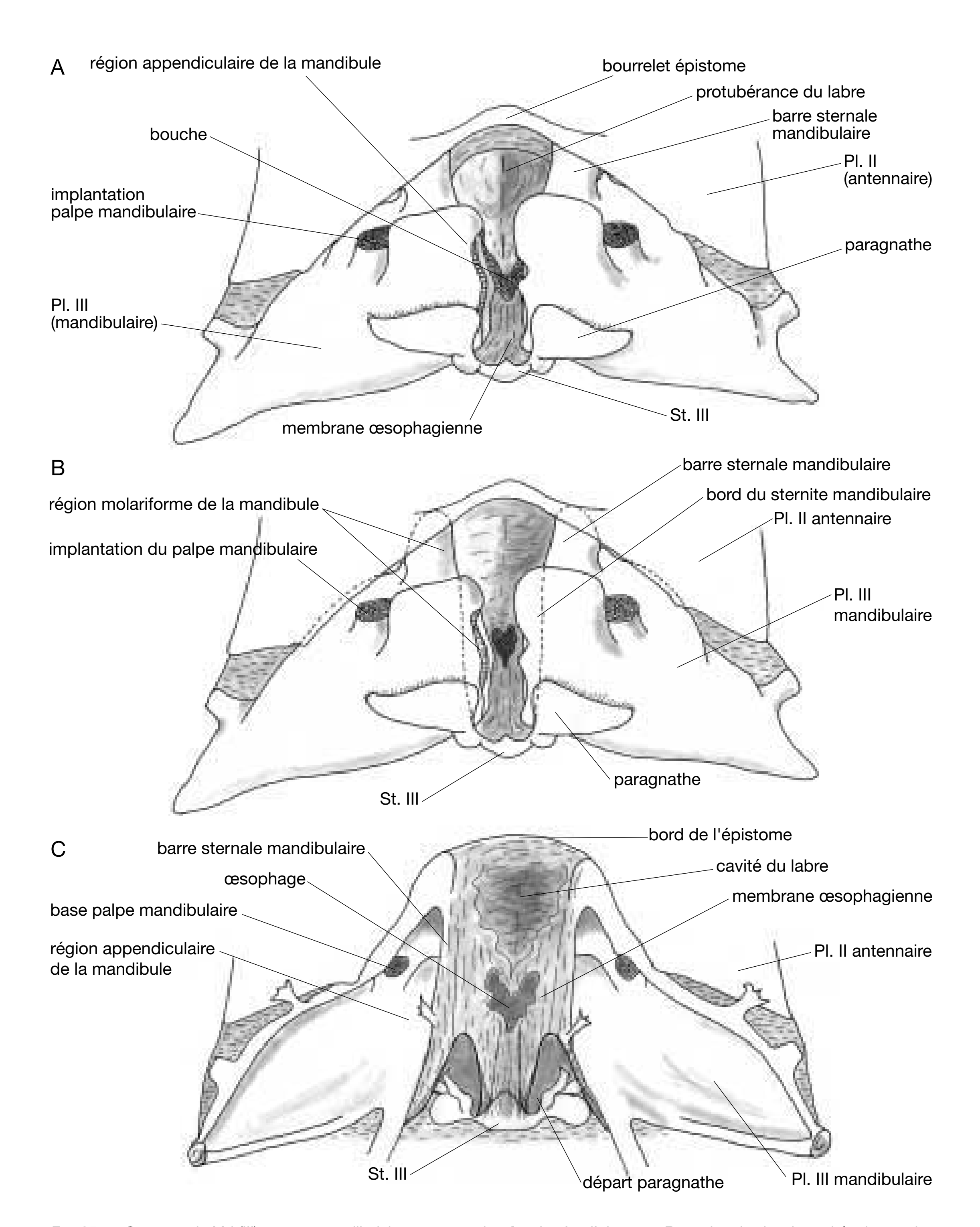
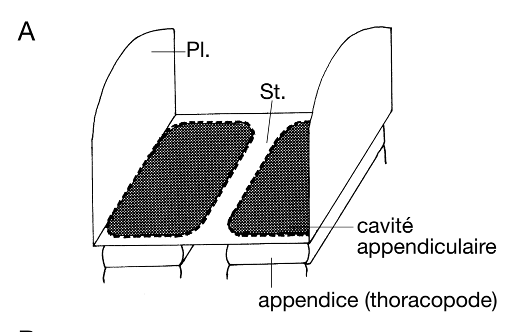


FIG. 85. — Segment de Md (III), organe mandibulaire, vue ventrale ; **A**, tel qu'on l'observe ; **B**, en tiret, les bords cachés du sternite mandibulaire et de la région appendiculaire ; **C**, en vue dorsale (interne).



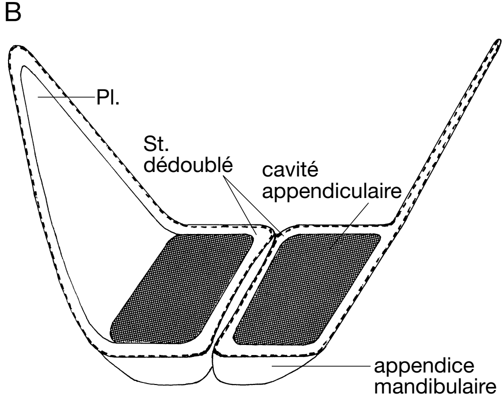


FIG. 86. — Transformations schématisées de l'organisation pleurale et sternale du métamère mandibulaire (**B**), par rapport à un métamère thoracique (**A**).

barres sternales avec le bord de l'épistome (Fig. 85A, B).

Cette membrane, qui s'invagine vers l'intérieur pour donner l'œsophage, qui forme une « bulle » vers l'extérieur pour donner le labre, est aussi dans sa région postérieure, à l'origine d'une double invagination vers l'extérieur qui constitue les paragnathes. Ces invaginations que sont les paragnathes prennent naissance en avant de la mince trabécule sternale mandibulaire. Elles ne sont pas issues de la région maxillulaire mais bien de la membrane interne sternale mandibulaire. En forme de poches aplaties, elles sont soutenues par des zones légèrement calcifiées en baguettes qui subissent une torsion s'achevant en une large lame appliquée étroitement contre la « mandibule » (Figs 85A, B ; 88B).

Ces formations sternales pourraient être l'équivalent des « sabots », très saillants, qui naissent à l'arrière du sternite du segment XII du *Nephrops* mâle.

PLEURITE (FIGS 85C ; 87A)

En position horizontale, comme les pleurites de Mx2 et Mx1, il prend naissance contre celui de Mx2, entre ce dernier et la carapace, repoussant celui de Mx1 vers le centre.

Le pleurite mandibulaire est en continuité, comme c'est le cas des autres pleurites, avec la paroi épimérale. Mais cette paroi, qui était membraneuse dans les métamères thoraciques, a commencé à se calcifier au niveau de Mx2 et, de plus en plus réduite en surface, elle devient aussi solide que la carapace au niveau de Mx1 et du métamère mandibulaire. De plus, à ce niveau, elle s'épaissit et se structure de telle sorte qu'elle constitue une « butée » munie, sur sa face interne, d'une véritable cavité glénoïde qui reçoit l'extrémité initialement supérieure (par rapport aux segments thoraciques) du pleurite mandibulaire (Fig. 83). Cette butée possède un court prolongement vers l'axe médian qui, à son tour, reçoit l'intéropleurite V/IV auquel il se soude par l'intermédiaire d'un ligament en forme de « coussinet » (Fig. 80C, D).

On sait aujourd'hui (Casanova 1991) que la membrane épimérale thoracique des malacostracés macroures renferme les tergites résiduels des métamères thoraciques, séparés en deux et repoussés vers l'arrière par le développement de la carapace. Au niveau céphalique, la dimension de l'épimère est graduellement réduite, de Pmx3 à Mx1, par l'extension, vers le bas, de la coalescence entre la carapace et le corps de l'animal (Fig. 81).

Au niveau mandibulaire, l'excroissance très calcifiée de la « butée mandibulaire » est probablement le résultat de la minéralisation et de la transformation du tergite mandibulaire résiduel contenu dans l'épimère (Figs 68B ; 80C).

Il est certain que la partie la plus latérale de la « mandibule », celle qui s'encastre dans la butée mandibulaire, est pleurale. Mais la limite entre la zone pleurale et la zone appendiculaire, qui se situe, évidemment, en deçà du palpe, par rapport à l'axe médian, est impossible à définir, sauf dans de très rares cas. Cette soudure pleuro-appendiculaire au niveau mandibulaire remonte sans doute à l'origine même des crustacés mandibulates

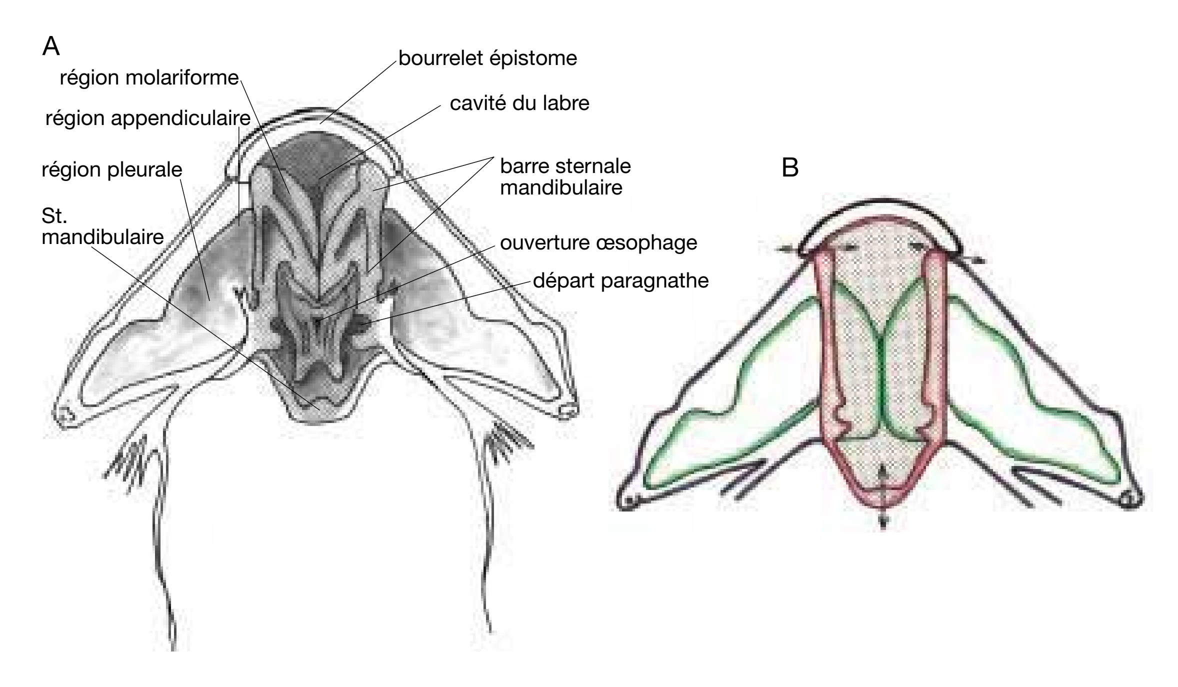


FIG. 87. — Organe mandibulaire en vue dorsale (interne), montrant l'implantation de la membrane œsophagienne sur sa région sternale ; **A**, d'après nature ; **B**, schématisé (en rouge, région sternale). En grisé, tissu membraneux.

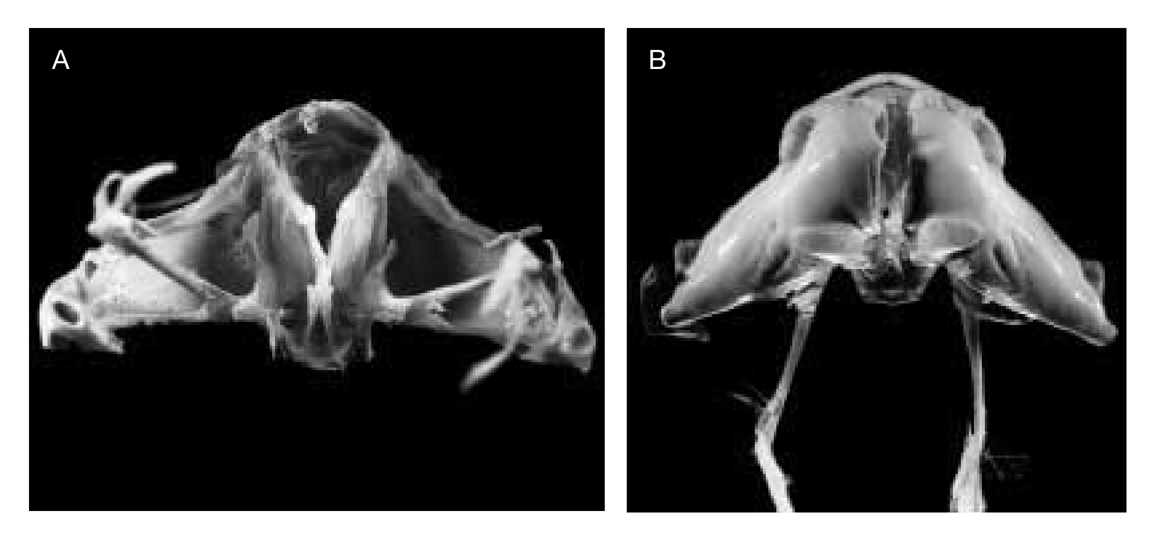


FIG. 88. — Organe mandibulaire ; **A**, vue dorsale (interne) ; **B**, vue ventrale avec ses paragnathes et son palpe.

et peut-être de la majorité des arthropodes. Dans certaines familles, une faible marque, un léger sillon, évoque une limite qui pourrait s'y rapporter. Mais, chez *Nephrops*, toute la surface mandibulaire est lisse et unie.

APPENDICE

On observe, en vue interne, donc dorsale, les cavités issues des « barres » sternales, cavités qui, observées en vue ventrale donc externe, s'avèrent être les processus molariformes de l'organe

mandibulaire. *C'est la partie appendiculaire de la mandibule*. Ces processus, sous la membrane œsophagienne, se rejoignent presque sur l'axe médian. Généralement, dans toutes les cavités arthrodiales, on voit que la partie proximale de l'anneau qui porte l'appendice est toujours le bord latéral sternal. Mais leur liaison se fait par une membrane articulaire alors qu'elle se fait ici par une soudure. C'est l'exception mandibulaire (Fig. 87A, B).

En arrière de la zone globuleuse (ventralement), molariforme, le palpe mandibulaire démontre qu'il s'agit, dans cette région, d'une zone appendiculaire.

Mais où l'originalité de la mandibule pose un problème dont la solution demeure du domaine hypothétique, c'est que la limite entre l'appendice et le pleurite ne peut être située avec certitude, en raison de la soudure de l'appendice avec le pleurite dont la limite au niveau arthrodial n'est plus identifiable.

INTÉROSTERNITE

Tout à fait à la base de la barre sternale qui donne naissance à la membrane oesophagienne, sur le bord postérieur de la « mandibule », qui présente à ce niveau un petit décrochement, s'insère un long sclérite plat. Celui-ci est doublé, sur sa face postérieure, par la membrane maxillulaire. Sa face antérieure est issue de la « mandibule ». Très allongé vers la carapace, il se termine au niveau de celle-ci, en un pinceau déchiqueté qui sert de support au puissant muscle adducteur mandibulaire (Fig. 87A). Son implantation sur le bord du pleurite montre une légère solution de continuité qui pourrait indiquer une nature apodémienne de ce sclérite qui serait alors issu de la région appendiculaire de l'organe mandibulaire. Mais, par ailleurs, sa double appartenance au segment mandibulaire et au segment maxillulaire donne à penser qu'il s'agit d'un phragme et non d'un apodème. Dans ce cas, il s'agit d'un intérosternite. On est réduit ici aux hypothèses.

INTÉROPLEURITE

Le bord postérieur de la mandibule en vue dorsale interne est bordé par un bourrelet qui s'amincit vers la région sternale. Ce bourrelet est accolé au faible bourrelet qui émane, sur le segment IV, du petit triangle pleural de ce segment. Il est logique de penser que ce léger bourrelet peut représenter l'intéropleurite IV/III, ou du moins son vestige. Dans la région distale de la « mandibule », le bourrelet s'élève légèrement en une courte lame assez peu marquée.

Le bord antérieur de la mandibule, toujours en vue dorsale interne, présente une excroissance lamelleuse triangulaire dont la face postérieure appartient à la « mandibule » et la face antérieure à la membrane post-antennaire. Nous l'interprétons comme étant l'intéropleurite III/II, ce qui confirmerait que la région de la « mandibule » dont elle est issue serait pleurale. Ce phragme, à son extrémité, est déchiqueté.

Signalons enfin que, à la limite de la carapace et du pleurite mandibulaire, la membrane articulaire (péri-articulaire du segment, nous l'avons vu) émet un petit phragme dont on ne trouve pas l'équivalent dans les segments thoraciques, ni dans aucun autre.

Nous insistons, pour finir, sur le fait que, bien que l'interprétation que nous donnons de la constitution de la mandibule soit encore du domaine de l'hypothèse, celle-ci est très soutenue par le fait, incontestable que, absolument nulle part ailleurs que dans l'organe nommé « mandibule », on ne trouve le moindre vestige pouvant appartenir au segment mandibulaire, à quelque niveau que ce soit. Ce qui nous a amenés à penser que la totalité du segment est contenu dans cet organe, et non pas seulement ses appendices « jumelés » par l'œsophage qui en serait issu (concept difficile à admettre), bien qu'on l'ait toujours considéré comme tel jusqu'ici.

LE SEGMENT II OU SEGMENT ANTENNAIRE : PORTEUR DE LA 2e ANTENNE (= A2) (Fig. 89)

L'interprétation des sclérites qui le composent est une succession d'hypothèses fondées, encore une fois, sur l'homologie de leur forme et de leurs contacts avec les autres sclérites par rapport aux



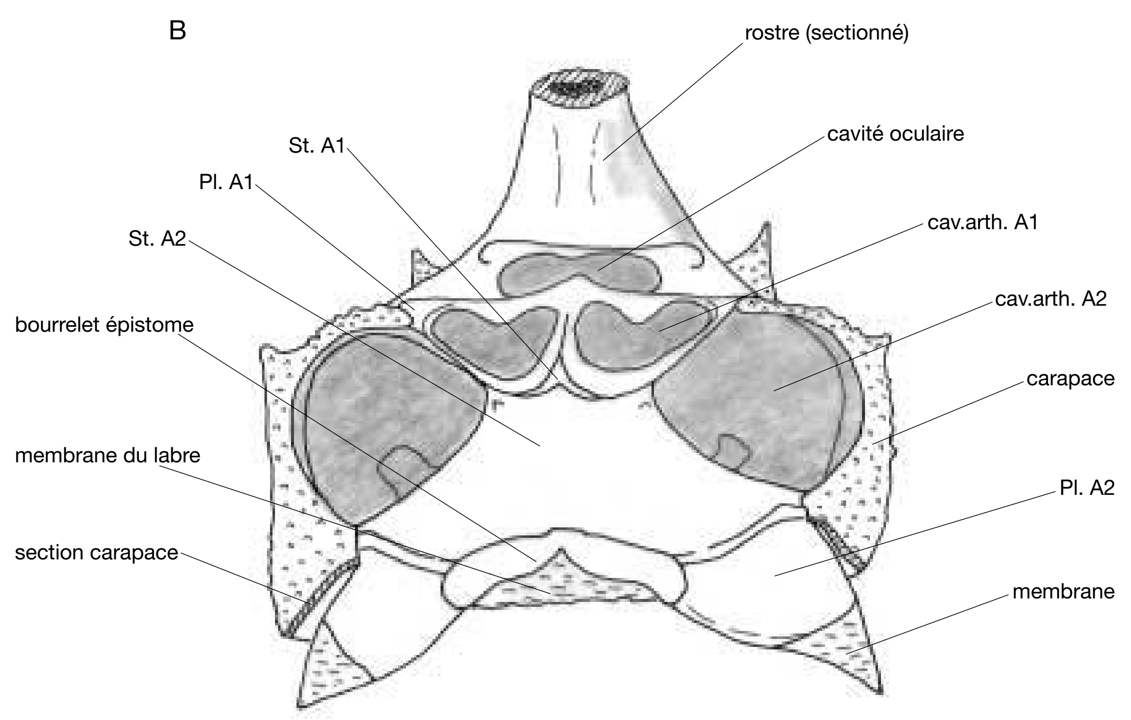


FIG. 89. — Segment antennaire (A2) ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue ventro-frontale.

autres métamères. Son organisation est dominée par la participation directe de la carapace à sa construction. Mais cette participation n'intervient qu'au niveau de la bordure externe de la cavité arthrodiale.
Nous avons vu que la carapace, quand elle s'étend vers l'arrière ou vers le bas, n'absorbe jamais les pleurites mais les repousse. Au niveau thoracique, la membrane épimérale qui double les branchiostèges laisse les larges pleurites verticaux former la paroi interne de la chambre branchiale. Lorsque, au niveau des segments gnathaux, qui est celui de la chambre prébranchiale, la carapace s'étend vers le bas, les pleurites se réduisent et s'inclinent progressivement jusqu'à l'horizontal.

STERNITE

Il semble que le segment antennaire soit essentiellement formé d'un large sternite (l'épistome) et d'un important tergite (la carapace) qui encadrent la cavité arthrodiale de A2 (Fig. 89A).
La limite externe, distale, du sternite antennaire constitue le bord interne de la cavité arthrodiale. Sa limite antérieure se trouve vraisemblablement en arrière de l'étroit sternite antennulaire qui, avec sa crête médiane, évoque certains de ceux des segments thoraciques.
La limite postérieure du sternite sur les côtés est assez nette sous la forme de deux légers bourrelets qui prennent naissance sur les extrémités latérales du bourrelet mandibulo-antennaire, en avant du cadre buccal, se dirigeant vers l'arrière, marquant la séparation du sternite avec le pleurite.
Mais quelle valeur attribuer au bourrelet postérieur de l'épistome ? C'est sur lui que prend naissance la région antérieure de la membrane oesophagienne où se forme le labre. C'est sur lui que s'appuient et s'articulent les deux barres sternales mandibulaires qui bordent la cavité arthrodiale de l'appendice mandibulaire régressé. Il semble donc que ce soit une formation appartenant au complexe mandibulaire. Il fait la liaison avec l'épistome de nature antennaire. Cette excroissance en bourrelet n'est donc pas sans évoquer un intérosternite Md/A2 et sa double nature, mandibulaire et antennaire semble la plus probable.

PLEURITE

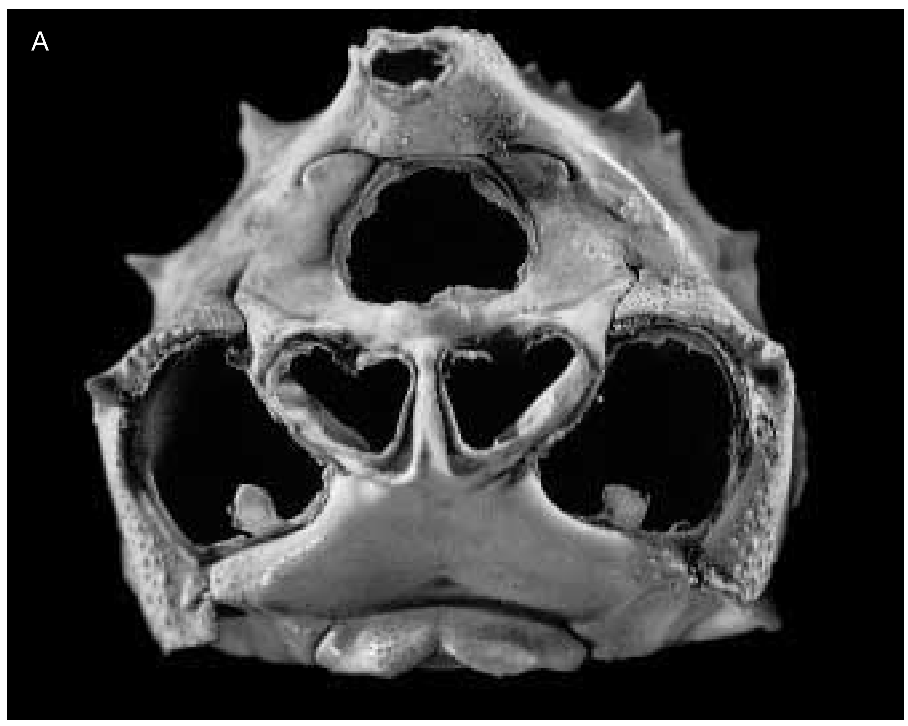
Au niveau antennaire, les deux zones triangulaires, membraneuses à leur pointe postérieure, qui se trouvent de part et d'autre du cadre buccal, seraient les pleurites antennaires. Ils auraient été repoussés vers l'arrière par la carapace qui vient se souder avec les extrémités latérales du sternite antennaires (Fig. 89B). Le bord externe de la cavité arthrodiale est constitué directement par la carapace.
Les pleurites, en position totalement horizontale, contribuent, avec le sternite épistomien très étendu, à fermer le « plancher » céphalique. Les pleurites antennaires ont été, non seulement repoussés vers le bas par la carapace, mais leur axe est devenu postéro-antérieur. En effet, la partie correspondant à la région supérieure des pleurites thoraciques verticaux est, sur les pleurites antennaires, la partie postérieure, légèrement membraneuse, en pointe, que l'on observe à la limite du triangle pleural. Cela pourrait être consécutif à la « courbure céphalique » que mentionne Huxley (1880).
À partir du niveau antennaire, on ne trouve plus, hormis dans la carapace, la moindre trace d'un tergite vestigial, alors que celui-ci subsiste, résiduellement, au sein de la membrane épimérale, depuis le dernier segment thoracique jusqu'au segment mandibulaire. Cette absence corrobore le fait que chez tous les crustacés, avec ou (dits) sans carapace, le céphalon est recouvert d'une carapace insegmentée, comme un tergite commun. Ce qui impliquerait également que l'extension plus ou moins grande, plus ou moins soudée, de la carapace, serait bien d'origine antenno-antennulaire.

LE SEGMENT I OU SEGMENT ANTENNULAIRE : PORTEUR DE L'ANTENNULE (= A1) (Fig. 90)

Le segment antennulaire est extrêmement réduit.

STERNITE

En vue ventrale, il est constitué d'une zone triangulaire légèrement creusée postérieusement et



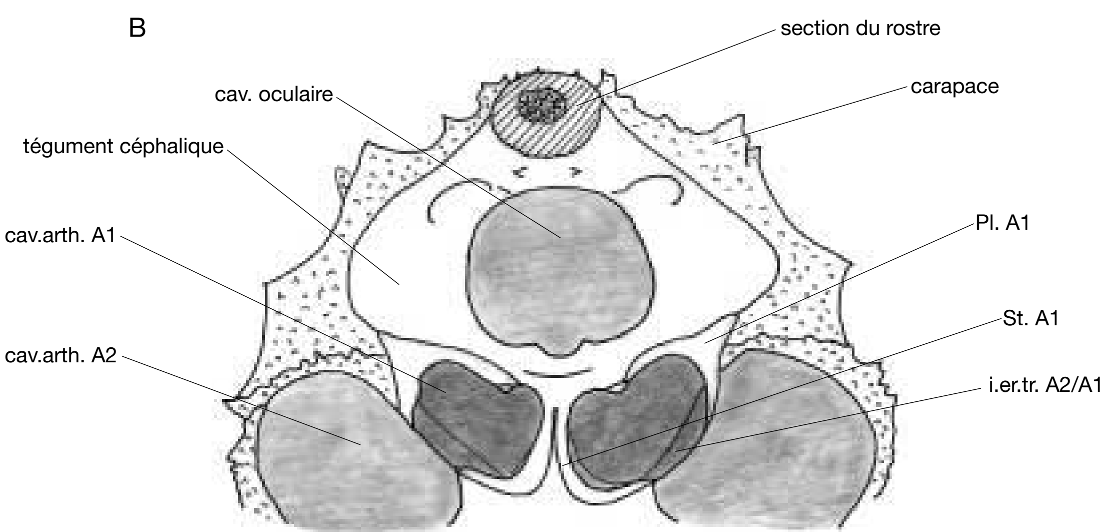


FIG. 90. — Segment antennulaire (A1) ; **A**, vue ventrale montrant les triangles pleuraux orientés antéro- postérieurement par la poussée de la carapace ; **B**, vue ventro-frontale.

ornée d'une crête médiane longitudinale assez aiguë (Fig. 90). En vue interne, donc dorsale, cette crête se traduit par un profond sillon.

Cet étroit sternite constitue le bord proximal de la cavité athrodiale de A1 dont le bord externe est l'intertrabécule A2/A1 (Fig. 90).

L'extrémité antérieure du sternite s'achève sur une légère dépression transversale à laquelle fait suite la zone oculaire. Celle-ci borde une partie du bord antérieur, la plus proche de l'axe médian, de la cavité arthrodiale de A1. La partie latéro-antérieure de cette cavité est « coiffée » par la base d'une petite zone triangulaire, légèrement surélevée par rapport à la zone oculaire et dont la partie antérieure s'insère entre la carapace qui borde la cavité arthrodiale de A1 et le bord de la zone périoculaire. Nous attribuons au pleurite du segment I cette petite zone triangulaire très bien délimitée. Le bord antérieur de la cavité arthrodiale de A1 présente une petite excroissance qui peut s'apparenter à un arthrosternite.

Pleurite

En raison de l'emplacement de la zone sternale de A1, qui ne fait l'objet d'aucune spéculation hypothétique et qui est bien un réel sternite « classique » et en raison de l'emplacement de l'intertrabécule qui sépare les cavités arthrodiales de A1 et A2, la position, à l'opposé du sternite, de la petite zone triangulaire dont la base borde la cavité arthrodiale de A1 fait de celle-ci, selon toute vraisemblance, un pleurite (Fig. 90B). Très réduit, il est repoussé vers l'avant par la carapace qui occupe toute la bordure de la cavité arthrodiale de A2. Il est bien le premier pleurite de la région céphalique. Antérieurement à lui, nulle trace d'une structure susceptible de s'apparenter à un pleurite.

L'acron présente une configuration où l'on retrouverait sans doute l'organisation tégumentaire originelle des premiers crustacés ancestraux sans carapace.

L'origine, probablement antenno-antennulaire de cette carapace, est confirmée par l'observation des premiers métamères céphaliques.

CONCLUSION

L'étude détaillée du système endophragmal des malacostracés nous a amenés à une compréhension de leur processus de céphalisation qui fait appel à des notions assez différentes de celles qui ont été admises jusqu'à aujourd'hui.

Pour expliquer cette nouvelle conception, il fallait pouvoir identifier et nommer tous les sclérites qui composent le squelette axial. Et comme ces sclérites changent d'orientation, de dimension et d'articulation au fur et à mesure que l'on se rapproche de la région céphalique, dans le squelette, il fallait pouvoir suivre pas à pas leurs transformations depuis les métamères thoraciques postérieurs jusqu'à la tête.

C'est ce que nous nous sommes efforcés de faire, après avoir établi une terminologie claire des composants endophragmaux, en nous référant partiellement aux travaux des anciens auteurs, travaux peu nombreux, du reste. Le peu d'intérêt qu'a suscité le squelette axial des malacostracés s'explique aisément : les paléocarcinologistes n'y avaient pas accès, qu'il soit détruit ou enfoui dans la gangue, les zoologistes quant à eux, ont à leur disposition un nombre déjà très grand de caractères observables, aussi ont-ils négligé celui-ci. Ce ne fut pas le cas de H. Milne Edward qui en 1851 lui consacra une étude malheureusement restreinte au thorax.

Ce cheminement postéro-antérieur à travers le squelette nous a permis de connaître l'importante structure sphérique interne qu'est la spermathèque des *Nephrops* femelles. L'étude détaillée des deux métamères contigus qui génèrent cette spermathèque a mis en lumière la faculté que peut posséder un sternite habituellement impair, à se scinder en deux éléments mobiles. Cette possibilité de scission a éclairé pour nous la structure d'une autre région du squelette axial, celle du métamère mandibulaire.

L'observation de ce métamère, au sein de la région gnathale, nous a conduit à proposer une interprétation de la valeur morphologique de la « mandibule » qui s'oppose à la notion très ancienne et universellement acceptée qui consiste à voir en elle un simple appendice. Cette notion n'était acceptable, pour nous, qu'aussi longtemps que le prélèvement de cette pièce ne prenait pas en compte les dégâts qui en découlent au niveau du squelette. Celui-ci, inconnu à ce niveau, était négligé. Or, une seule « mandibule » isolée ne peut être prélevée sans détruire la totalité du métamère mandibulaire et l'œsophage qu'il sou-

tient ; car c'est la totalité du métamère qui constitue cet organe mandibulaire sur lequel s'implante la membrane œsophagienne.

Ainsi, chez *Nephrops*, les grandes transformations des métamères, par rapport à leur structure originelle de base, se situent principalement (pour ce qui est de leur organisation squelettique), à deux niveaux :

– celui qui concerne la reproduction, d'une part ;

– celui qui concerne le mode d'alimentation, d'autre part.

Cela n'est pas étonnant. Dans le règne animal (pour ne pas dire dans tout le monde vivant), les deux fonctions essentielles sont, d'une part, la reproduction, d'autre part, l'alimentation. Les modes d'organisation, pour que ces deux fonctions assument leur rôle, sont innombrables, chez les invertébrés comme chez les vertébrés. En ce qui concerne la reproduction, l'étude de la spermathèque et de son système d'ouverture au niveau des sternites fait apparaître l'originalité et l'importance de cette structure.

Pour ce qui est de la fonction alimentaire, l'observation du segment mandibulaire suggère un curieux parallélisme, que nous exprimons ici sous toute réserve : il nous est apparu qu'il semble exister (en ce qui concerne l'organisation des « mâchoires »), une sorte de loi au sein du règne animal qui s'applique aux organismes métamériques possédant un squelette de soutien métamérisé, qu'il soit interne ou externe, qu'il soit imprégné d'osséine ou de chitine.

Bien entendu, le terme de mandibule, qui désigne, chez les vertébrés, l'os inférieur de la machoîre, porteur de dents, et qui, chez les crustacés supérieurs, désigne l'appareil broyeur qui accompagne l'ouverture buccale, ne peut être considéré comme exprimant une parfaite homologie. Il s'agit d'un parallélisme dans l'acheminement de leur constitution.

Les vertébrés, comme les arthropodes inférieurs, furent tout d'abord des agnathes, et certains le sont demeurés. Chez les premiers, leur transformation en gnathostomes (transformations à propos desquelles nous avons eu la chance d'avoir de nombreuses conversations avec le professeur J. Piveteau) fut le résultat d'un long processus de déplacement de l'arc neural mandibulaire des agnathes. Son glissement, son orientation, ses soudures, prirent des formes très variées à travers les divers groupes. Mais l'origine de la mandibule des vertébrés est toujours la même. Chez les seconds, les arthropodes et, en tous cas, les crustacés supérieurs, les pleurites du segment mandibulaire, en dépit des glissements, des orientations, des soudures qu'ils ont subis, n'en sont pas moins des pleurites. Leur soudure avec l'appendice régressé comme avec le sternite dédoublé n'a rien d'illogique. Admettre, comme l'implique la notion habituelle de « mandibule » que l'œsophage ait pu s'implanter sur un appendice est difficilement crédible. Le tube digestif, qui s'achève, au niveau anal, sur le sternite du telson, ne pouvait s'ouvrir que sur un sternite. Celui du segment mandibulaire se trouvait être, si l'on peut dire, le seul disponible. La possibilité de dédoublement sternal mobile, observé sans équivoque possible, au niveau de la spermathèque, lève le doute qui pourrait s'opposer à la logique de cette interprétation. De plus, il est curieux que les carcinologistes aient choisi le même terme, celui de « mandibule », pour les deux organes, alors qu'ils assimilent celui des crustacés à un simple appendice. Notre interprétation, que nous émettons, encore une fois, sous toute réserve, mais non sans nous appuyer sur une analyse minutieuse des constituants segmentaires squelettiques, justifierait la terminologie qu'ils ont adoptée, mais non la valeur purement appendiculaire qu'ils lui ont assignée.

Les formes macrouriennes et spécialement les astacidés, sont un terrain particulièrement propice : d'une part, elles présentent une structure squelettique phragmale très poussée, dont les pièces sont bien identifiables, d'autre part, elles sont suffisamment engagés sur la voie d'une tendance évolutive pour que l'on puisse suivre le sens des transformations que cette tendance suscite.

Nous avons donc, dans le présent travail, étudié et illustré en détail les deux métamères thoraciques qui président à la reproduction. Les segments thoraciques qui leur sont antérieurs ont été décrits plus succinctement, car plus ou moins identiques entre eux. Nous avons à nouveau

détaillé les métamères de la région gnathale et montré le « détournement » progressif des pleurites au niveau de la maxille et de la maxillule. Enfin, avant de décrire les composants des segments antennaires et antennulaires, nous pensons avoir démontré la participation évidente de tout le métamère mandibulaire à la formation de l'« organe mandibulaire » dont l'appendice régressé n'est que l'un des constituants. Cette conception va à l'encontre des idées reçues, nous le savons, mais nous espérons que, avant de rejeter purement et simplement ce qui est le résultat de l'observation, les spécialistes feront le cheminement que nous avons fait dans le squelette axial, cheminement que nous nous sommes efforcés d'illuster de notre mieux, qui a abouti à ces conclusions.

J'ajoute enfin que cette étude du squelette axial de *Nephrops* est, dans notre esprit, un travail de base, sa terminologie s'appliquant aux autres formes de décapodes y compris les formes brachyouriennes. C'est ce qui découle du sondage que nous avons effectué dans le cadre d'une étude sur la selle turcique (Secretan 1998).

Il ne nous échappe pas qu'il sera nécessaire d'étudier avec le même soin le squelette axial de très nombreux exemples pris au sein des décapodes et aussi de l'ensemble des malacostracés. Il ne nous échappe pas que l'étude, si minutieuse soit-elle, d'un exemple unique, tel *Nephrops* peut paraître bien faible pour justifier des propositions d'ordre très général. Par ailleurs, il ne sera certainement pas très aisé de faire la distinction entre les variations phragmales d'ordre purement fonctionnel et celles qui témoignent d'une orientation profonde et suivie. Mais les modifications squelettiques significatives se dégageront sans doute lorsque les éléments comparatifs squelettiques seront connus, de plus en plus nombreux. C'est le but que nous poursuivons, car ils permettront, nous l'espérons, joints aux autres critères, de préciser la phylogénie, sinon des malacostracés, du moins des décapodes.

Remerciements

J'évoque avec gratitude la mémoire du Prof. P. Drach qui m'a conseillée d'entreprendre l'étude du squelette axial des formes macrouriennes de malacostracés. Je remercie très vivement le Prof. Frederic R. Schram pour ses encouragements à achever cette étude et d'avoir bien voulu relire et corriger mon manuscrit. Je suis très reconnaissante au Prof. Gerhard Scholtz d'avoir également accepté d'en être le lecteur et le critique. J'exprime ma vive reconnaissance au Prof. Danièle Guinot pour son aide et sa confiance qui m'ont été très précieuses. Je remercie le Prof. Marcos Tavares pour les nombreuses séances de travail que nous avons eues ensemble qui m'ont aidée à progresser dans cette étude. Je remercie très vivement le Prof. Jacques Forest dont l'aide dans la préparation et la présentation de ce travail m'a apporté un soutien considérable. Mes vifs remerciements vont à MM. Denis Serrette et Lionel Merlette pour les photos qu'ils ont faites de mes préparations. Enfin j'exprime ma gratitude au Prof. Philippe Taquet qui m'a autorisée, bien que retraitée depuis de longues années, à continuer de travailler dans le Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

RÉFÉRENCES

BEVENGUT M. 1982. — *Contrôle sensoriel et aminergique de la posture du crabe* Carcinus moenas. Thèse de 3e cycle, Université de Bordeaux, Bordeaux, France.

BEVENGUT M., SIMMERS A. J. & CLARAC F. 1983. — Central neuronal projections and neuromuscular organisation of the basal region of the Shore crab leg. *Journal of Comparative Neurology* 221: 185-198.

BOUDREAUX H. B. 1979. — Significance of intersegmental tendon system in Arthropoda. Phylogeny and a monophyletic classification of Arthropoda, *in* GUPTA A. P. (ed.), *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, 762 p.

BOURNE G. C. 1922. — On the Raninidae; a study of Carcinology. *Journal of the Linnean Society*, Zoology 35, No. 231: 25-79, pls 4-7.

CASANOVA B. 1991. — Origine protocéphalique antennaire de la carapace chez les Leptostracés, Mysidacés et Eucarides (Crustacés). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 312 (III): 461-468.

CHAUDONNERET J. 1957-1959. — Une unité structurale : le métamère. *Cahiers des Études biologiques* 13-15: 77-101, 14 figs.

COCHRAN D. M. 1935. — The skeletal musculature of the Blue Crab *Callinectes sapidus* Rathbun. *Smithsonian Miscelleanous Collections* 92 (9): 1-76.

CARPENTIER F. 1946. — Valeur morphologique des pleurites du thorax des Machilides (Thysanoures). *Bulletin et Annales de la Société entomologique de Belgique* 82: 165-181.

CARPENTIER F. & BARLET J. 1958. — The first leg segments in the Crustacea Malacostraca and the Insects. *Smithsonian Miscelleanous Collections* 137: 99-115.

DRACH P. 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Annales de l'Institut océanographque* N.S. 19 (1): 1-391, 6 pls.

DRACH P. 1950. — Les étapes évolutives de l'endosquelette chez les Crustacés Décapodes. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 231 (25): 1563-1565.

DRACH P. 1971. — Tendances évolutives et niveau d'évolution chez les Crustacés Décapodes, *in* ALVARADO R., GADEA E. & HARO A. DE (eds), Actas del Simposio internacional de Zoofilogenia Salamanca 1969. *Acta salmanticensia Ciencias* 36: 283-292.

DRACH P. 1977. — Groupe de tendances évolutives chez les Brachyoures, *in XV*th *International Congress of Zoology*. [s.n.], [s.l.] section II, paper 34: 158-160.

GUINOT D. 1978. — Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique* N.S.: 211-292.

HUXLEY T. H. 1880. — *L'écrevisse*. Bibliothèque internationale, Alglave, 260 p.

IHLE J. E. W. & IHLE-LANDENBERG M. E. 1939. — Die segmentierung des Crustaceen-kopfes und des Cephalothorax der Decapoda. *Bijdragen tot de Dierkunde* 27: 27-30.

JUNGE G. C. A. 1934. — *Das Skelett und die Kiemen von* Hyas areneus *Leach*. [s.n.], Amsterdam L IV: 1-47, 4 pl.

MANTON S. M. 1960. — Concerning head development in the arthropods. *Biological Reviews* 35: 265-282, 3 figs.

MILNE EDWARDS H. 1851. — Observations sur le squelette tégumentaire des Crustacés Décapodes et sur la morphologie de ces animaux. *Annales des Sciences naturelles*, Zoologie, 3e série, 16: 221-291.

NETZ W. 1917. — *Das Skelett des Flusskrebs (*Potamobius astacus *Leach)*. Inaugural Dissertation, Marburg, 108 p., 108 figs.

PEARSON J. 1908. — *Cancer* (the edible crab). *Proceedings and Transactions of the Liverpool Biological Society* 22 (16): 291-299, 13 figs, 13 pls.

PIKE R. B. 1947. — Galathea. *Proceedings and Transactions of Liverpool Biological Society* 55 (*L. M. B. C. Memoirs on Typical British Marine Plants and Animals* 34, 178 p., 20 pls).

PILGRIM R. L. C. & WIERSMA C. A. G. 1963. — Observations on the skeleton and somatic musculature of the abdomen and thorax of *Procambarus clarkii* Girard with notes on the thorax of *Palinurus interruptus* Randall and Astacus. *Journal of Morphology* 113: 453-487.

PILGRIM R. L. C. 1973. — Axial skeleton and musculature in the thorax of the hermit crab *Pagurus bernhardus* (Anomura, Paguridae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 53: 363-396.

RAYNER M. D. 1965. — A reinvestigation of the segmentation of the Crayfish abdomen and thorax based on a study of the flexor muscles and their relation to the skeleton and innervation. *Journal of Morphology* 116: 389-412.

SAINT-LAURENT M. DE 1980. — Sur la classification et la phylogénie des Crustacés Décapodes brachyoures. Heterotremata et Thoracotremata Guinot 1977. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 290 (D): 1317-1320.

SCHOLTZ G. & RICHTER S. 1995. — Phylogenetic systematics of the reptantia Decapoda (Crustacea. Malacostraca). *Zoological Journal of the Linnean Society* 113: 289-328, 21 figs.

SCHMIDT W. 1915. — Die Musculatur von *Astacus fluviatilis* (*Potamobius astacus*). Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 113: 165-261, 26 figs.

SECRETAN S. 1977. — Épimère et connexion épiméro-endophragmale chez les Crustacés Décapodes macroures. *Bulletin de la Société zoologique de France* 102 (4): 345-374, 15 figs, 3 pls.

SECRETAN S. 1980. — Le plan de base du squelette axial d'un Crustacé décapode macroure et sa terminologie. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 291 (D): 877-880, 1 pl.

SECRETAN S. 1982. — Les modifications fonctionnelles des intercloisons du squelette axial d'un Crustacé décapode macroure, *Nephrops*. *Bulletin de la Société zoologique de France* 107 (4): 551-556.

SECRETAN S. 1983. — Les caractères panchroniques de *Parhomola* (Crustacea Brachyura). *Bulletin de la Société zoologique de France* 108 (4): 508-585, 1 pl.

SECRETAN S. 1998. — The sella turcica of crabs and the endophragmal system of Decapoda. *Journal of Natural History* 82: 1753-1767, 2 pls, 30 figs.

SIEWING R. 1956. — Untersuchungen zur Morphologie der Malacostraca (Crustacea). *Zoological Jahrbuch (Anatomie, Ontogenie Tiere)* 75 (1): 39-81.

SNODGRASS R. E. 1951. — *Comparative Studies on the Head of Mandibulate Arthropods*. Comstock publications Company, Ithaca N. Y., 181 p., 37 figs.

SNODGRASS R. E. 1952. — *A Textbook of Arthropods*. VI. *Crustacea* Comstock Publishing Associates, Ithaca N. Y. : 128-190, figs 37-51.

SNODGRASS R. E. 1965. — *A Textbook of Arthropods Anatomy*. Hafner, New York; London, 363 p., 88 figs.

STEVCIC Z. 1971. — The main features of brachyuran evolution. *Systematic Zoology* 20 (3): 331-340.
STEVCIC Z. 1974. — La structure céphalique et la classification des Décapodes Brachyoures. *Biology Vest*, Ljubijana 22 (2): 241-250.
TIEGS O. W. & MANTON S. M. 1958. — The Evolution of the Arthropoda. *Biological Review* 33 (3): 255-337, 18 figs.
VAN DEN HEIJDE W. D. 1940. — *Das skelett und die Kiemen von* Palinurus vulgaris *Latr. im Vergleich mit denen von* Astacus fluviatilis *Fabr.* (XVI), H.J. Paris, Amsterdam, 126 p., 46 figs.
WHITE A. Q. & SPIRITO C. T. 1973. — Anatomy and physiology of the swimming leg musculature in the Blue crab *Callinectes sapidus*. *Marine Behavior Physiology* 2 (2): 141-153, 5 figs.
YOUNG J. H. 1959. — Morphology of the white shrimp *Penaeus setifrons* (Linnaeus, 1758). *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service* 5 (145), 168 p., 89 figs.

Soumis le 23 mars 2001 ;
accepté le 10 décembre 2001.